

SÉRIE A. N° 855

N° D'ORDRE

1654

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Le Docteur P. WINTREBERT

ANCIEN INTERNE DES HOPITAUX DE PARIS

CHEF DES TRAVAUX D'ANATOMIE COMPARÉE A LA SORBONNE

MEMBRE DE LA SOCIÉTÉ DE BIOLOGIE

1^{re} THÈSE. — LA CONTRACTION RYTHMÉE ANEURALE DES MYOTOMES
CHEZ LES EMBRYONS DE SÉLACIENS.

I. OBSERVATION DE *Scylliorhinus canicula* L. GILL.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues *19 novembre* devant la Commission d'examen.

MM. HAUG

Président.

PRUVOT

MOLLIARD

Examineurs

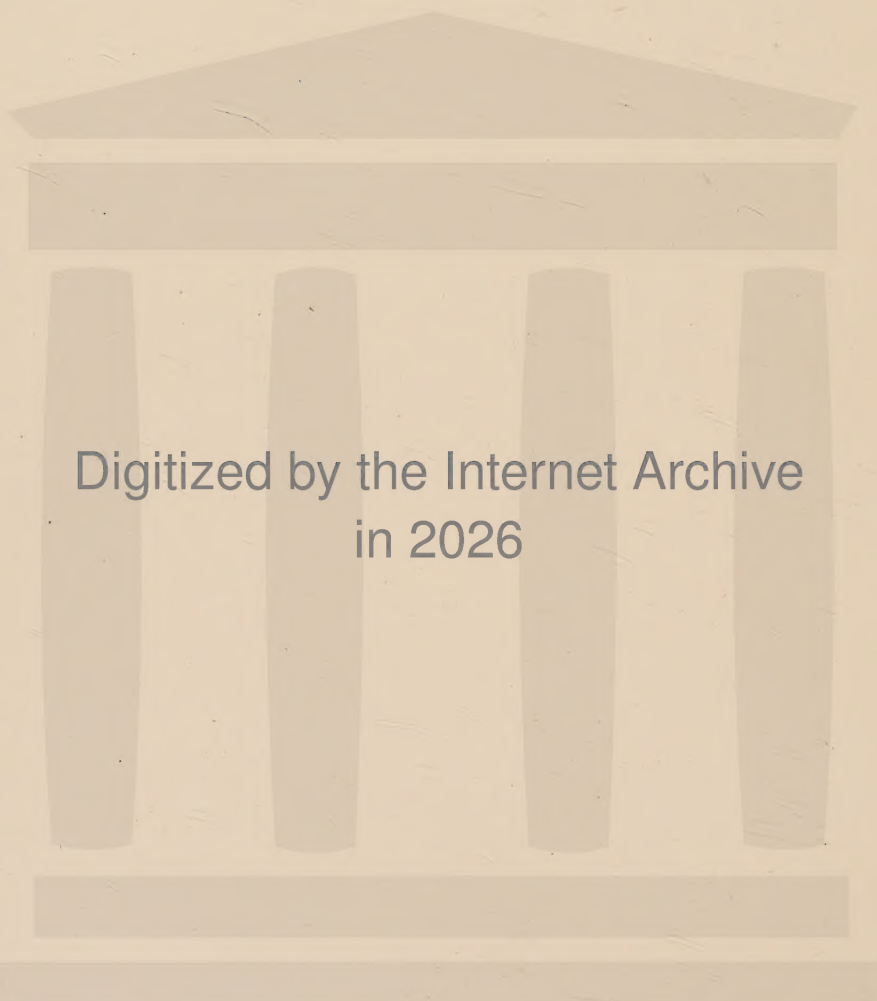
PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1920



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547120_0017

SÉRIE A. N° 855

N° D'ORDRE

1654

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Le Docteur P. WINTREBERT

ANCIEN INTERNE DES HOPITAUX DE PARIS

CHEF DES TRAVAUX D'ANATOMIE COMPARÉE A LA SORBONNE

MEMBRE DE LA SOCIÉTÉ DE BIOLOGIE

1^{re} THÈSE. — LA CONTRACTION RYTHMÉE ANEURALE DES MYOTOMES
CHEZ LES EMBRYONS DE SÉLACIENS.

I. OBSERVATION DE *Scylliorhinus canicula* L. GILL.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues novembre devant la Commission d'examen.



MM. HAUG

Président.

PRUVOT

Examineurs

MOLLIARD

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1920

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen P. APPELL, *Professeur*. Mécanique analytique et Mécanique céleste.

Professeurs honoraires } PUISEUX.
VÉLAIN.

	LIPPMANN	Physique.
	BOUTY	Physique.
	BOUSSINESQ	Physique mathém. et calcul des probabilités.
	PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	Y. DELAGE.....	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	Gaston BONNIER ...	Botanique.
	KÖENIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	GOURSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER	Chimie organique.
	JOANNIS	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET	Physique.
	WALLERANT	Minéralogie.
	ANDQVER	Astronomie.
	PAINLEVÉ.....	Mécanique rationnelle.
	HAUG	Géologie.
	HOUSSAY	Zoologie.
	H. LE CHATELIER ...	Chimie.
	Gabriel BERTRAND .	Chimie biologique.
<i>Professeurs</i>	M ^{me} P. CURIE	Physique générale.
	CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.....	Chimie.
	Émile BOREL	Théorie des fonctions.
	MARCHIS	Aviation.
	Jean PERRIN	Chimie physique.
	G. PRUVOT	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	MATRUCHOT	Botanique.
	ABRAHAM	Physique.
	CARTAN.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	CL. GUICHARD	Géométrie supérieure.
	MOLLIARD	Physiologie végétale.
	LEBESGUE.....	Application de l'analyse à la géométrie.
	LAPIQUE.....	Physiologie.
	GENTIL.....	Géographie physique.
	N.....	Mathématiques générales.
	N.....	Histologie.

	LEDUC	Physique.
	MICHEL	Minéralogie.
	HÉROUARD	Zoologie.
	Léon BERTRAND	Géologie.
<i>Professeurs adjoints</i>	Rémy PERRIER	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	COTTON	Physique.
	LESPIEAU	Chimie.
	SAGNAC.....	Physique (Enseignement P. C. N.).
	PEREZ	Zoologie (Evolution des êtres organisés).

Secrétaire..... D. TOMBECK.

LA CONTRACTION RYTHMÉE ANEURALE DES MYOTOMES CHEZ LES EMBRYONS DE SÉLACIENS

I. Observation de *Scylliorhinus canicula* L. Gill

PAR

le Docteur P. WINTREBERT

Ancien interne des Hôpitaux de Paris,
Chef des travaux d'Anatomie comparée à la Sorbonne,
Membre de la Société de Biologie,

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION	222
CHAP. I. <i>Technique</i>	241
Procédé d'élevage. — Modes et conditions d'examen.	
CHAP. II. <i>Le stade G</i>	251
I. <i>Description des embryons</i> :	
1° Caractères anatomiques.....	252
2° Observation du mouvement.....	266
II. <i>Vue d'ensemble</i> :	
1° Anatomie.....	284
2° Physiologie.....	285
A. Phénomènes généraux de l'activité musculaire. — 1° Le rythme (p. 286); 2° L'amplitude égale de tous les déplacements libres de même sens, à une époque donnée (p. 291); 3° La propagation de l'onde (p. 292); 4° L'autonomie de chaque bande myotomique (p. 293); 5° L'irritabilité (p. 294).	
B. Conditions actuelles du mouvement. — 1° L'apparition du mouvement (p. 294); 2° Le siège du mouvement (p. 295); 3° La figuration maximale du mouvement (p. 299); 4° La durée de la mobilité au stade G (p. 303).	
CHAP. III. <i>Le stade H</i>	305
I. <i>Description des embryons</i> :	
1° Caractères anatomiques.....	305
2° Analyse du mouvement.....	323
II. <i>Vue d'ensemble</i> :	
1° Anatomie.....	337
2° Physiologie.....	339
A. Phénomènes généraux de l'activité musculaire. — 1° Le rythme (p. 339); 2° L'amplitude semblable de tous les déplacements libres de même sens, à une époque donnée (p. 345); 3° La propagation de l'onde (p. 345); 4° L'autonomie de chaque bande myotomique (p. 346); 5° L'irritabilité (p. 347).	

	Pages
B. Conditions actuelles du mouvement : 1° Le territoire de contraction (p. 350); 2° Le recul du centre initiateur (p. 351); 3° La figuration maximale du mouvement (p. 351); 4° Les conditions mécaniques du mouvement normal (p. 352); 5° Les variétés de mouvement et leurs causes (p. 353); 6° La durée du stade H (p. 354).	
CHAP. IV. <i>Le stade I</i>	356
I <i>Description des embryons</i> :	
1° Caractères anatomiques.....	356
A. La gradation des caractères d'après leur valeur pour la sériation (p. 356); B. Etude particu- lière des embryons (p. 359); C. Comparaison avec le type I de BALFOUR (<i>Pristiurus</i>) (p. 374).	
2° Analyse du mouvement.....	374
3° L'irritabilité aux agents mécaniques.....	387
A. Technique (p. 387); B. Observations (p. 387).	
II. <i>Vue d'ensemble</i> :	
1° Anatomie. — I, Aspect général de l'embryon (p. 395); II, Caractères spéciaux (p. 397).	
2° Physiologie.....	399
A) <i>Phénomènes généraux de l'activité musculaire</i> : 1° Le rythme (p. 399); 2° L'am- plitude égale des contractions libres du même côté, en milieu constant (p. 403); 3° La propa- gation de l'onde (p. 403); 4° L'autonomie de chaque bande musculaire (p. 404); 5° L'irritabi- lité : exploration directe de l'embryon par les agents mécaniques (p. 404).	
B) <i>Conditions actuelles du mouvement</i> : Aspect général de l'embryon au repos (p. 410); 2° Le territoire de contraction (p. 410); 3° L'attitude de contraction maximale et le recul du centre initiateur (p. 411); 4° Le déterminisme du mouvement (p. 413).	
C) L'apparition et le mode primitif des mouvements du cœur.....	414
D) La durée du stade I et l'estimation de l'âge des embryons examinés.....	416
CHAP. V. <i>Discussion des résultats</i>	421
CHAP. VI. <i>Comparaison avec le cœur embryonnaire</i>	426
CHAP. VII. <i>La valeur comparée et le déterminisme des deux caractères principaux d'une contraction rythmée aneurale, observée sur le vivant</i>	435
CONCLUSION.....	444

INTRODUCTION

I. Exposé sommaire des faits. — II. Comparaison des contractions rythmées myotomique et cardiaque. —
 III. Les diverses acceptions du terme automatisme. — IV. Les conditions d'examen de la contraction
 rythmée myotomique. 1° Points de repère anatomiques : nécessité d'une sériation précise, intérêt de
 l'examen morphologique externe; 2° Conditions éthologiques : œufs dans la Manche et dans la Médit-
 erranée; 3° Conditions d'examen au laboratoire. — V. Méthode de recherche. — VI. Les fonctions
 spéciales des appareils de relation chez les embryons des Vertébrés anamniotes. — VII. Plan du mémoire.

I

Les premiers mouvements des muscles du squelette, chez *Scylliorhinus canicula*, sont rythmés et s'exécutent par le seul jeu des myotomes, sans l'intervention du système nerveux. J'ai obtenu la preuve de cette indépendance fonctionnelle (1917 b) par l'ablation du bulbe et de la moelle sur la plus grande partie du tronc et spécialement sur ses parties antérieure et moyenne, point de départ de la contraction : au bout de quelques heures, le mouvement reparait et présente les mêmes caractères qu'avant l'intervention. Les coupes histologiques des embryons opérés, faites en série, ont permis de vérifier l'ablation complète des centres nerveux.

Cependant, pour reconnaître l'indépendance de la contraction musculaire, la preuve expérimentale n'est pas nécessaire, l'observation suffit ; les caractères des battements sont suffisamment tranchés pour déceler l'isolement fonctionnel du muscle, au milieu des divers processus de croissance qui s'accomplissent dans les autres organes. Je compte en faire la démonstration dans ce mémoire, en décrivant le mouvement depuis son apparition jusqu'au moment où les centres nerveux viennent le diriger. Les principaux phénomènes sont les suivants :

1^o La contraction myotomique est *rythmée* dès le début ; le rythme est absolument régulier ; la durée des révolutions est égale et ne comporte ni variation, ni arrêt, *en milieu constant*.

2^o L'amplitude des déplacements est en relation avec l'âge, c'est-à-dire avec le nombre et la puissance des muscles mis en jeu ; elle varie aussi avec la température ; mais *dans un milieu constant et pour une époque déterminée de l'ontogenèse, elle garde la même valeur*. La région d'où part le mouvement, d'abord antérieure, recule au fur et à mesure de la croissance ; à partir d'elle, la vague de contraction se propage de proche en proche à tous les myotomes contractiles.

3^o Le muscle est *irritable* ; il l'est surtout par les différences de température ; cette particularité, chez un animal sténotherme, et pour des œufs déposés à une profondeur qui les met généralement à l'abri des variations de la chaleur, ne peut étonner. Le muscle est peu excitable par les agents mécaniques ; cependant, il répond à la piqûre des myotomes fonctionnels, même les derniers nés à l'activité et les plus postérieurs, par une réaction généralisée de toute la bande musculaire correspondante ; la *conduction de l'excitation* est indépendante de la contraction et la précède.

La contraction rythmée aneurale des myotomes commence à la fin du stade G de BALFOUR et dure jusqu'au stade K. On assiste alors à un changement qui révèle l'entrée en scène du système nerveux (1918 b, c). Les modifications du mouvement s'accomplissent progressivement, mais elles sont intermittentes. L'action nerveuse est dominatrice d'emblée, mais elle s'exerce d'abord par à-coup ; elle devient graduellement plus durable et finit par se substituer à l'action propre des muscles. Le rythme musculaire, invariable en milieu constant, fait place alors à une *cadence bilatérale coordonnée, susceptible de variation et d'arrêt*. Ce changement du mode de la contraction sous l'influence nerveuse démontre, au même titre que l'ablation médullaire et que les caractères particu-

liers du mouvement primitif, la nature musculaire indépendante des premiers déplacements.

Un quatrième argument vient confirmer leur origine aneurale ; il est tiré de la persistance latente, pendant la période nerveuse, de la propriété de se contracter rythmiquement, que le muscle manifestait avant la liaison neuro-musculaire : en effet, le rythme primitif réapparaît si on enlève les centres nerveux pendant les stades K, L, M, N. Cette extirpation des centres cérébro-médullaires n'est pas le seul moyen de provoquer le retour de la contraction aneurale ; on peut l'obtenir (1918 d) grâce à l'empoisonnement par le curare ou encore par une élévation de la température au-dessus de 23° C. qui paralyse les nerfs avant les muscles ; le retour au type musculaire se voit aussi pendant la période agonique, quand les centres nerveux, plus vulnérables que la substance musculaire, ont cessé de fonctionner.

Enfin il est une autre preuve de l'indépendance fonctionnelle du système musculaire, qui montre en même temps la cause pour laquelle, malgré ses caractères si nets, la contraction rythmée aneurale des myotomes a passé jusqu'ici inaperçue. Car l'œuf de *Scylliorhinus canicula* n'est pas, d'un objet rare ; on le rencontre communément sur les côtes et les pêcheurs le trouvent fréquemment dans leurs filets ; tous les zoologistes le connaissent et ont regardé se mouvoir l'embryon. Si les phénomènes caractéristiques, que nous avons énumérés, n'ont pas jusqu'ici éveillé l'attention, c'est que les mouvements des deux moitiés droite et gauche de l'appareil locomoteur ne sont pas synchrones et se contrarient mutuellement. Les deux bandes myotomiques ne battent pas à l'unisson ; sans doute, elles ont à peu près le même rythme, la même vitesse de renouvellement des contractions ; mais cet « à peu près » est la cause d'une multiplicité d'attitudes qui, malgré le retour cyclique de leurs combinaisons, a caché jusqu'à présent la constance et la régularité de chaque révolution latérale. PATON (1907), qui a observé de près les réactions de ces animaux, en vue d'établir leur correspondance avec les états successifs de structure des appareils musculaire et nerveux, n'a pas découvert la clef des phénomènes. J'ai moi-même regardé longtemps sans remarquer la répétition cyclique des diverses combinaisons de mouvements opposés et ce n'est qu'après avoir pratiqué l'enregistrement séparé des contractions de chaque bande musculaire latérale que j'ai reconnu son rythme particulier. Cet isolement fonctionnel de chacune des bandes myotomiques est confirmé par le mode spécial des réactions qu'elle mani-

feste aux excitations générales du milieu, aux changements de la température par exemple, et se trouve plus spécialement mis en lumière, dans l'exploration faite au moyen des agents mécaniques, par la localisation des réponses à la bande touchée.

II

Les phénomènes observés rapprochent la fonction primitive des muscles du squelette de la fonction cardiaque embryonnaire de tous les Métazoaires ; les premiers battements du cœur sont, en effet, unanimement considérés comme le fait d'une contraction rythmée aneurale. Les Sélaciens sont ainsi les seuls animaux connus pour posséder au début de la vie deux mécanismes musculaires rythmés, indépendants du système nerveux, appartenant l'un aux muscles de la vie organique, l'autre aux muscles de la vie de relation. Il est vrai que certains partisans de la théorie neurogène ont objecté (DE CYON, 1899) que la contraction cardiaque n'était pas de nature musculaire parce que le cœur commence à battre avant que l'on puisse histologiquement déceler dans sa paroi des fibrilles musculaires ; ainsi le cœur du poulet bat à la 36^e heure de l'incubation, alors qu'il ne contient que des cellules contractiles non différenciées ; mais les fibrilles striées se développent rapidement et un tissu musculaire caractérisé est constitué avant l'arrivée des fibres nerveuses, émigrées tardivement dans le tube cardiaque (6^e jour de l'incubation) à partir des centres cérébro-spinaux (W. HIS *jun.*, 1891). De même, chez les Sélaciens, les recherches de BALFOUR (1876) et de PATON (1907) ont prouvé que la fibrillation musculaire des myotomes s'établit au moment des premiers mouvements du corps et se développe dans les stades suivants. C'est donc bien au muscle lui-même, à tous les degrés de sa différenciation que nous devons rapporter le fonctionnement primitif des myotomes et du cœur.

III

Les premiers battements cardiaques ont été classés parmi les phénomènes « *automatiques* » ; par comparaison avec eux, les premiers mouvements des myotomes, chez les Sélaciens, méritent la même dénomination et j'ai été tenté de désigner sous le nom d'automatisme le mode rythmé du fonctionnement myotomique aneural. J'ai dû renoncer à mettre ce

terme en vedette en raison de son imprécision. Des acceptions multiples, en effet, lui ont été données, qui rendent nécessaire une explication préalable. Il n'ajoute rien au fait précis que je décris et, d'autre part, il peut créer quelque confusion par les interprétations diverses dont il a été l'objet, tant au point psychologique que physiologique. Créé par JOHANNES MÜLLER (1845) pour les seules cellules nerveuses, il a été utilisé aussi bien par les myogénistes que par les neurogénistes pour caractériser la contraction du cœur adulte. La fonction bulbaire respiratoire, dont les manifestations sont beaucoup plus variables, a été qualifiée aussi d'automatique. On dit également que les centres nerveux sont automatiques, parce qu'ils semblent capables de fonctionner indépendamment des excitations venues du dehors. Certains même ont tendance à considérer toute cellule vivante comme douée d'automatisme par le seul fait qu'elle vit (RICHEL, 1895). Il ne s'agit plus dès lors de savoir si l'acte se renouvelle périodiquement, mais seulement s'il paraît spontané, c'est-à-dire si l'excitation qui le détermine est « interne » (FRÉDÉRICQ, 1907). Prise dans cette acception, la notion d'automatisme n'éclaire nullement le fait précis du fonctionnement myotomique aneural qui, bien analysé, peut au contraire jeter quelque lumière sur sa signification; celle-ci a évolué avec le progrès de nos connaissances sur le déterminisme des divers fonctionnements, mais sans prendre une orientation précise et en comprenant toujours des phénomènes disparates. Ne pouvant effacer les acceptions multiples données précédemment au terme « automatisme » et désirant éviter toute équivoque, je m'abstiendrai, autant que possible, de l'employer.

IV

L'expérimentation sur le vivant, pour être conduite avec succès, exige des recherches préalables. L'étude préliminaire approfondie de l'organisation structurale et la connaissance aussi parfaite que possible de l'éthologie sont nécessaires à l'établissement d'un déterminisme rigoureux. Ces conditions indispensables sont, en grande partie déjà, réunies chez *Scylliorhinus canicula*.

Au point de vue anatomique, les embryons de Sélaciens constituent un matériel de choix pour l'étude des manifestations neuro-musculaires; l'évolution du système nerveux en particulier a été mise à jour par une multitude de recherches et le développement des muscles a fait l'objet de quelques travaux. Grâce aux résultats acquis, il devient possible,

après la constatation des faits, de tenter leur explication et d'établir leur relation avec les différents degrés d'organisation reconnus dans le cours du développement. Cependant, les transformations ontogéniques viennent à chaque pas modifier la structure et cette instabilité comporte, vis-à-vis de l'état adulte, une complication surajoutée, qui rend plus difficile l'interprétation des phénomènes. Aussi est-il nécessaire d'établir, pour chaque moment de l'ontogénèse, la correspondance exacte entre les manifestations fonctionnelles et l'évolution organique. C'est seulement par l'examen morphologique externe d'embryons vivants, observés et suivis dans leurs réactions, que peut être fixée cette concordance, à la condition toutefois qu'aux divers aspects extérieurs reconnus répondent les étapes repérées des structures internes. La description des formes externes apparaît donc comme *l'intermédiaire obligé* entre les recherches sur le vivant et les études anatomiques.

Cependant, depuis longtemps, dans le champ des travaux effectués sur les Sélaciens, la technique des coupes est devenue l'unique procédé de recherche. L'abandon de l'observation morphologique externe a été presque complet depuis BALFOUR (1876), et, malgré les tentatives de VAN WYHE (1882) et des ZIEGLER (1892), la sériation des embryons n'a fait aucun progrès. Les auteurs négligent même, pour la plupart, de signaler les stades reconnus par BALFOUR et se contentent d'indications illusoires sur la taille, le nombre des myotomes, caractères éminemment variables suivant les espèces, différant même chez les individus, suivant les conditions de milieu. Ils n'ont pas pris garde que pour coordonner leurs propres résultats et les mettre en valeur, pour établir la comparaison entre les divers types, pour faciliter le travail ultérieur, la recherche et l'application d'un bon classement étaient indispensables. Sans une chronologie exacte, toute synthèse de l'évolution embryonnaire devient impossible. Frappé de ce desideratum, j'ai préconisé l'emploi d'une méthode pratique (1917 a) et j'en appliquerai les principes à la sériation des embryons étudiés. Je respecte autant que possible l'ancienne division de BALFOUR ; elle est excellente pour les stades G, H, I, dont je m'occupe dans ce mémoire, et ce n'est qu'au stade K, celui de la liaison neuro-musculaire, que j'introduirai, dans la série de BALFOUR, quelques modifications.

L'étude systématique des formes extérieures, dont j'ai senti plus que tout autre la nécessité pour la reconnaissance des étapes fonctionnelles, ne m'a pas seulement servi à sérier les embryons, elle m'a conduit

à cette conclusion intéressante et inattendue qu'avec le perfectionnement actuel des procédés d'examen, éclairage et vision binoculaire d'une part, variété des liquides fixateurs, colorants et éclaircissants, d'autre part, *la plus grande partie des dispositions internes peut être distinguée sans le secours des coupes sur l'embryon jeune et transparent*. Sans doute, sans les résultats dus à la technique microscopique, il n'eût pas été possible de donner à tous les détails des organes une signification précise et l'on doit spécifier qu'en général l'examen externe permet de retrouver, sur l'embryon entier, des formations déjà repérées grâce aux coupes ; néanmoins, la netteté habituelle des reconnaissances fait regretter que les deux procédés d'examen externe et interne n'aient pas été, dès le début des recherches, employés simultanément. Chacun a son importance et son intérêt propres. Les coupes et leurs combinaisons, utilisées pour la reconstruction, sont certainement nécessaires à l'étude des organes profonds et permettent d'atteindre à une exactitude de détails que la vue en surface ne saurait donner ; mais d'un autre côté, les résultats ainsi obtenus sont fragmentaires ; la reconstitution des appareils sur une grande étendue laisse souvent à désirer, en raison des soins minutieux qu'elle réclame, et si les structures spéciales qui font l'objet particulier de la recherche sont tracées avec beaucoup de précision, les rapports avec les organes voisins sont trop souvent négligés. L'inspection extérieure de l'animal *in toto* met, au contraire, les appareils en place avec une incomparable facilité et elle fournit de leur topographie une vue très exacte. Elle permet de résoudre des problèmes qui, jusqu'ici, ne paraissaient point de son ressort, et grâce aux aperçus d'ensemble qu'elle révèle, elle indique les points intéressants qui doivent faire l'objet de l'étude histologique. Elle a, de plus, ce gros avantage de pouvoir être employée sur le vivant ; elle permet, ainsi, de suivre les phases des transformations anatomiques, et facilite leur compréhension. A ces divers titres, elle mérite d'être employée avant la confection des coupes.

Au point de vue éthologique, les informations que nous possédons sont peu nombreuses ; elles suffisent pourtant à fixer les conditions du développement normal qui nous intéressent particulièrement. J'ai utilisé des œufs de *Scylliorhinus canicula* provenant des Laboratoires maritimes de Roscoff et de Banyuls. Qu'ils soient pondus dans la Manche ou dans le golfe du Lion, ils sont déposés le plus souvent dans la région côtière (PRUVOT, 1897) ; ils se trouvent à 50 ou 80 mètres de la surface en Méditerranée, à une moindre profondeur dans la Manche, et généra-

lement attachés par leurs vrilles à des touffes d'algues ou de bryozoaires. L'agitation superficielle de la mer ne leur parvient généralement pas ; les courants autour d'eux sont légers ; le milieu est obscur, ou à peine lumineux, la température presque constante. Nous devons à M. le professeur PRUVOT quelques renseignements inédits sur la température des fonds de la région de Banyuls : une moyenne de température prise en 1893, pendant l'été, du 14 août au 6 septembre, donne 14°4 C. à 50 mètres ; en hiver, le 5 février 1903, à la même profondeur, le thermomètre marquait 13°8. La plus haute température enregistrée à 50 mètres fut 15°8, le 28 août 1900. Nous pouvons donc prendre comme moyenne normale, dans la Méditerranée, la température de 14°5 C. Dans la Manche, les œufs ont été rencontrés à toutes les distances de la côte, retenus à des Algues par leurs filaments ; on en a récolté même à la limite des plus basses mers ; mais la grande majorité se trouve dans la profondeur. Les eaux sont plus froides ; on peut estimer leur température moyenne à 12° ; le 4 novembre 1919, la température prise au moyen du thermomètre à renversement de Richard était de 12°4 à 40 mètres de profondeur, et 12°2 à 2 mètres de la surface ; elle était de 9° le 2 février 1920 (DELAGÉ).

Ces quelques données éthologiques sont précieuses, car elles nous permettent d'apprécier la nature du traitement que nous faisons subir aux embryons en les étudiant au laboratoire. Pour établir le type du mouvement et connaître les limites du fonctionnement normal, je me suis d'abord rapproché autant que possible des conditions naturelles, puis, en les modifiant, j'ai exploré l'irritabilité des animaux. J'ai reconnu que la lumière, la diminution de pression, le déplacement modéré de la coque, sont bien supportés. Par contre, les changements de température sont très vivement ressentis. Ainsi, au-dessous de 10° C., les mouvements s'affaiblissent et se renouvellent moins fréquemment ; à 8°, ils deviennent rares, inconstants, irréguliers ; vers 4°-5°, ils cessent. Si la chaleur monte au-dessus de 10°, la force et la rapidité des contractions augmentent ; 20° est un *point critique* au delà duquel les battements, répétés de plus en plus vite, diminuent d'amplitude et perdent leur rythme ; à 23°, ils s'arrêtent. *La régularité des révolutions musculaires n'existe que dans un milieu constant* ; tout changement rapide de température affole le mouvement ; mais, entre 8° et 20°, la *stabilité du milieu* fait naître et persister, à une vitesse proportionnée à la chaleur ambiante, la *périodicité caractéristique* des contractions.

L'activité embryonnaire est favorisée par une eau de mer bien aérée, mais les embryons ne sont pas très sensibles à la quantité d'oxygène et il suffit, tous les deux ou trois jours, de filtrer, puis d'agiter l'eau qui a déjà servi, pour garder les embryons en bonne santé. Avec de telles facilités de culture, l'œuf de *Scylliorhinus canicula* peut être dans tous les laboratoires à la disposition des expérimentateurs. C'est ainsi que, grâce à l'obligeance des Directeurs des stations maritimes de Roscoff et de Banyuls, j'ai reçu, au Laboratoire d'Anatomie comparée de la Sorbonne, à Paris, des œufs que j'ai élevés jusqu'à l'éclosion.

Il est probable que tous les embryons des Sélaciens ovipares se comportent, dans ces conditions, également bien. Cependant, pour l'observateur, une difficulté se présente : l'opacité de la coque. Elle a été résolue, pour *Scylliorhinus canicula*, par suite de cette circonstance, déjà remarquée par HIS (1897) et que j'avais cru trouver le premier, que seule la pellicule superficielle de l'enveloppe est opaque ; en l'enlevant, on suit tout le développement à travers une paroi translucide sans danger pour l'animal. Jusqu'au stade O, on ne peut, en effet, cultiver les embryons de Sélaciens en eau libre.

J'ai, dans cette première étude sur les caractères du mouvement, écarté délibérément toutes les occasions de modifier le milieu ; mais, tout en cherchant à respecter le plus possible les conditions naturelles du mouvement, je n'ai pu éviter les fluctuations saisonnières, ni les variations quotidiennes de la température. Les observations rapportées témoignent donc de ces vicissitudes et notent les perturbations motrices correspondantes. Les variations observées sont utiles à connaître ; elles donnent un aperçu de l'irritabilité très grande du muscle aneural et reproduisent des changements que tout observateur est exposé à rencontrer dans ses examens.

V

Le courant d'études qui a porté les embryologistes depuis un demi-siècle vers les recherches purement anatomiques, les a éloignés en même temps de l'observation du vivant. La tendance à ne s'occuper que d'animaux morts est encore très générale en zoologie. En ce qui concerne le développement des vertébrés inférieurs, je ne vois que PATON (1907) et GOGHILL (1910) qui aient étudié, chez les Amphibiens et les Sélaciens, le mouvement des embryons. La méthode qui consiste à élever

d'abord les embryons, puis à suivre pas à pas les étapes du développement avant de pratiquer les coupes, paraît cependant logique et naturelle et l'observation préalable s'affirme encore comme le meilleur procédé d'orienter les recherches et de découvrir les problèmes intéressants. HIS (1897) l'avait bien compris et recommandait, par exemple, l'examen de *Scylliorhinus canicula* à travers la coque rendue transparente, mais il parla dans le désert et ne fut pas écouté ; grâce à cette observation pratiquée sur le vivant, il fut le premier à entrevoir la cavité gastrulaire des Sélaciens, que j'ai nommée *péridiscoïdale* ou *périblastodermique* (1917 c) et dont l'évolution entière resta ignorée des embryologistes trop confiants en la seule technique microscopique.

LACAZE-DUTHIERS préconisait l'expérience (1889) ; il associait toujours l'observation aux moyens différents, suivant la taille des animaux et l'objet de la recherche, qui permettent de pénétrer leur structure ; il s'exprimait ainsi en 1897 : « Faire des coupes est une excellente chose ; « ce n'est pas une méthode, c'est un procédé ; d'ailleurs, c'est étudier un « être à un moment donné de son existence, c'est juger de ce qui a dû « être par ce qui est à ce moment. On n'arrive pas toujours ainsi à la « vérité ; quand la chose est possible, il est bien préférable de mettre « en pratique ce précepte, bien ancien, conseillé par ARISTOTE : « Voir venir « les choses est le meilleur moyen de les connaître. » (p. 9).

Le professeur DELAGE s'efforçait, en 1895, de diriger les zoologistes vers les études de Biologie générale, c'est-à-dire vers « la recherche des conditions et des causes des grandes manifestations de la vie ». Il disait (p. 10) : « Toute recherche pour avoir un réel intérêt doit aujourd'hui viser la solution d'une question théorique. Il ne faut plus se contenter, comme presque tous font aujourd'hui, de disséquer, couper, colorer, dessiner, ce qui n'avait pas encore été disséqué, coupé, coloré ou dessiné. Il faut faire tout cela, non plus pour combler une minime lacune dans nos connaissances anatomiques ou histologiques, mais pour résoudre un problème biologique si petit qu'il soit. »

VI

Dans le domaine de la physiologie embryonnaire, encore si peu exploré, j'ai cherché, depuis près de vingt ans, à mettre au service d'une idée directrice les divers procédés connus d'observation, d'expérimentation et de contrôle histologique. Les vertébrés anamniotes les plus communs, mais

aussi les plus fouillés dans leurs mœurs et leur organisation, m'ont servi. Les résultats ont été parfois tout à fait inattendus ; certains phénomènes embryonnaires ne cadrent nullement avec ceux que l'on a coutume de décrire chez les adultes ; ils déconcertent ; ils s'opposent aux théories classiques ; ils se révèlent d'une allure si particulière que leur enregistrement semble le résultat d'une erreur, et qu'il est besoin d'observer leur répétition constante, dans des conditions éprouvées, pour être convaincu de leur réalité.

La contraction rythmée aneurale des myotomes chez les Sélaciens est un de ces phénomènes, mais il n'est pas isolé. J'en ai découvert un autre chez les Amphibiens (1904 b, 1905 a) ; il consiste dans la *réception et la conduction d'une excitation par l'ectoderme, sans le secours du système nerveux*. Cette irritabilité n'est révélée par une réaction musculaire qu'après les premières phases du mouvement ; brusquement étendue à la surface du corps, elle permet à l'embryon de ressentir une stimulation en tout endroit de son revêtement cutané et de la conduire à la partie antérieure du tronc. La pénétration des voies conductrices de l'ectoderme vers la profondeur se fait au niveau des premières protovertèbres. C'est là que se place la liaison neuro-épidermique, point de départ du réflexe qui fait mouvoir le corps ; du moins, tout se passe comme si cette liaison existait, car je n'ai pas réussi à préciser histologiquement le mode de raccord des nerfs et du tégument.

La méthode expérimentale m'a permis d'établir la preuve de cette conduction ectodermique aneurale ; *le passage de l'excitation, de la queue vers la tête, n'est pas interrompu par l'ablation de la moelle sur toute la longueur du corps, sauf, bien entendu, au niveau des premiers myotomes du tronc qui donnent la réponse* ; et même s'il ne reste entre la partie antérieure et la partie postérieure de l'animal qu'un pont ventral d'ectoderme intact, la réponse est donnée. Il s'agit d'une fonction transitoire, mais elle caractérise, d'une manière constante, un moment très précis de l'ontogenèse. Elle s'installe chez l'Axolotl au stade de la contraction en boucle et cesse à l'apparition des oscillations bilatérales rapides (1914 c).

L'ignorance de cette propriété, qu'on ne pouvait s'attendre à rencontrer chez un Vertébré, peut causer des méprises. Elle conduit à considérer, en cas de greffes réussies de moitiés antérieure et postérieure d'embryons, les relations nouvelles d'irritabilité, établies en quelques heures entre les fragments, comme la preuve d'une réunion *per primam* des surfaces médullaires et des fibres nerveuses, alors qu'elles résultent seule-

ment de la cicatrisation rapide des bords de l'ectoderme. HOOKER (1911), n'admet pas l'existence de cette irritabilité spéciale de l'ectoderme et met, à tort (1920 c), les réactions constatées sur le compte soit d'un ébranlement général, soit de la tension de la peau, provoqués par l'excitant. COGHILL (1914) et HERRICK (HERRICK et COGHILL, 1915) la méconnaissent et attribuent, en conséquence, à la moelle d'*Amblystoma*, dès la première étape du mouvement, une voie longue de conduction sensible, constituée par les axones des cellules ganglionnaires géantes de ROHON-BEARD, voie ascendante qui serait développée bien avant la colonne motrice descendante. Mais des expériences multipliées, sur la plupart des Anoures et des Urodèles de nos régions et sur *Amblystoma* (1920 e-g), m'ont permis de confirmer son existence et de préciser ses caractères.

Cette fonction d'irritabilité n'existe pas chez tous les Amphibiens ; seuls les œufs pondus dès la segmentation, et abandonnés dans la nature, la présentent ; on ne la rencontre pas chez les embryons développés dans l'oviducte maternel (*Salamandra maculosa* LAUR), ni chez ceux qui sont portés par l'un des parents (*Alytes obstetricans* WAGLER, dont le mâle traîne le paquet d'œufs attaché à ses pattes postérieures). Tout se passe comme si l'effet utile de cette irritabilité était d'augmenter la fréquence des mouvements dans les œufs abandonnés à eux-mêmes et comme si d'autre part, les déplacements, les pressions, les changements de position imprimés aux œufs par les parents pouvaient suppléer aux contractions propres de l'embryon.

A côté des deux fonctions embryonnaires précédentes, relatives aux myotomes des Sélaciens et à l'ectoderme des Amphibiens, il convient d'en placer une troisième, un peu plus tardive, dans l'ontogénie et dont le substratum anatomique est constitué par les cellules ganglionnaires géantes dorsales de la moelle. Présentes chez l'embryon de la plupart des Vertébrés aquatiques, elles persistent parfois jusque dans l'âge adulte, mais ont généralement une existence passagère. Dans la sous-classe des Plagiostomes, elles constituent « l'appareil nerveux transitoire » de BEARD (1889-1896) ; elles y sont très développées chez les ovipares, mais elles n'existent qu'en petit nombre ou même font défaut chez les ovovivipares et leur décroissance se montre parallèle à la dégradation de la coque qui entoure les œufs (BEARD). Il paraît donc justifié de dire que leur fonction diminue d'importance avec le degré d'endotokie. En cherchant par l'expérimentation à définir le rôle que jouent ces cellules dans la seconde moitié de la vie ovulaire, je suis parvenu à démontrer (1920 a, b) : 1° que la conti-

nuité de la moelle n'est pas nécessaire à la propagation du mouvement 2° que la conduction médullaire ne dépasse pas 15 métamères ; 3° que la propagation du mouvement ondulatoire d'un bout à l'autre de l'embryon exige la participation active des myotomes. Leur resserrement provoque une excitation ; celle-ci, enregistrée par les prolongements périphériques des cellules ganglionnaires géantes, est conduite par leur axone funiculaire aux neurones moteurs postérieurs du même côté. La transmission de l'onde est ainsi le résultat d'une suite d'arcs réflexes qui se commandent les uns les autres.

Les fonctions primitives spéciales de l'embryon ne se limitent sans doute pas à des manifestations de mouvement ; celles-ci, d'un abord relativement facile, attirent l'attention ; mais leur étude fait soupçonner l'existence de bien d'autres phénomènes, ignorés jusqu'ici en raison de la difficulté de leur observation et de leur mesure. On peut estimer que chaque période embryonnaire a sa physiologie spéciale, en rapport avec les conditions de milieu dans lesquelles le développement s'effectue. Je puis appuyer ce point de vue par un autre exemple ; en étudiant l'éclosion des Vertébrés anamniotes, j'ai découvert que la sortie des larves de la plupart des Amphibiens et des Poissons Téléostéens est indépendante des mouvements du corps (1912 a, b, c). Chez la Truite et le Cyprin doré, je suis parvenu à préciser le déterminisme de l'éclosion et à montrer que *la coque est digérée par une sécrétion particulière du revêtement cutané*. Cette fonction sécrétoire, malgré son apparition tardive à la fin de la période embryonnaire, présente, au même titre que les manifestations du mouvement précédemment citées, le caractère d'une manifestation fonctionnelle spéciale à l'embryon.

L'examen physiologique des embryons ne fait donc pas assister uniquement au développement graduel des fonctions définitives ; il n'offre pas seulement l'intérêt de mieux analyser les éléments de celles-ci, grâce à leur apparition isolée ; il permet encore de reconnaître des fonctionnements nouveaux. Il aboutit à constater que certains tissus ou organes, sous l'influence d'excitations dérivées des conditions ambiantes, peuvent manifester, dès le début de l'époque embryonnaire et parfois indépendamment de toute réaction propre des autres organes, des propriétés primitives. Sans doute, la relation de celles-ci avec l'ensemble des processus généraux de la croissance est évidente, mais la liaison avec eux ne se fait, dans certains cas, que d'une manière indirecte ; ainsi la contraction aneurale rythmée se trouve fonctionnellement isolée

de toute autre manifestation de l'organisme, sauf en ce qui concerne les rapports de voisinage des myotomes et les corrélations humorales.

Le caractère *transitoire* des manifestations physiologiques embryonnaires doit, tout d'abord, être mis en relief. La durée de leur existence varie pour chacune d'elles : elle est courte pour l'irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens (3 jours environ à 15° C.) ; moins brève, pour la contraction aneurale rythmée des Sélaciens (4 jours à 17°-18° C., 8 jours à 15° C.) ; longue pour le fonctionnement nerveux des cellules géantes dorsales des Sélaciens (2^e moitié de la vie ovulaire, c'est-à-dire 4 à 5 mois à 14° C., chez *Scylliorhinus canicula*).

Ces manifestations, bien que passagères, se produisent à une *période précise de l'ontogénèse* ; leur apparition et leur disparition s'effectuent à un moment défini de la croissance ; elles peuvent donc servir, au même titre que les caractères morphologiques, à fixer le stade du développement.

L'évolution des fonctions embryonnaires prouve qu'un *organe peut présenter, au cours de son développement, des propriétés successives, suivant l'état plus ou moins avancé de sa différenciation*. En admettant que la perception et la conduction des excitations par la voie des cellules médullaires géantes de BEARD, et que la contraction rythmée aneurale puissent être considérées comme de simples modes particuliers des manifestations nerveuse et musculaire, l'irritabilité ectodermique aneurale constitue, par contre, une fonction essentiellement différente de la fonction glandulaire et de revêtement qui sera plus tard dévolue au tégument ; il y a lieu peut-être de remarquer, pour expliquer son origine, qu'elle a pour substratum le feuillet ectodermique d'où naît le système nerveux. La sécrétion cutanée capable de dissoudre la coque, à l'époque de l'éclosion, chez les Poissons Téléostéens paraît aussi de toute autre nature que la sécrétion muqueuse persistante de l'animal adulte.

Le changement de fonction d'un organe, au cours même de l'ontogénie, n'a rien de commun avec le changement de fonction dont DOHRN (1875) a émis le principe au début des recherches sur le transformisme, en expliquant celui-ci par la substitution d'une fonction accessoire ou secondaire à la fonction principale qui se dégrade. L'apparition de propriétés spéciales de l'embryon *ne peut être considérée comme un rappel de fonctions ancestrales*, acquises pendant l'évolution phylogénique. Il est absolument vain, à propos des manifestations les plus précoces, celles qui sont aneurales, de chercher à établir un lien généalogique entre les Ver-

tébrés actuels et les animaux dépourvus de système nerveux ; mais il peut être intéressant de remarquer que l'apparition de la contraction myotomique aneurale, avant la fonction nerveuse, chez les Sélaciens, appuie la conception de PARKER (1910-1918) sur le développement phylogénique du mécanisme neuro-musculaire ; cet auteur, en effet, constatant l'absence de nerfs et la présence d'un tissu contractile chez les Eponges, admet que le premier pas dans la différenciation neuro-musculaire consiste dans la formation des « effecteurs », c'est-à-dire des muscles ; dans l'ontogénie des Sélaciens, nous trouvons aussi, pour les muscles du squelette, le fait, connu déjà pour le cœur des Métazoaires, que le fonctionnement du muscle devance l'action nerveuse.

En ce qui concerne la valeur fonctionnelle du mouvement réalisé et sa signification phylogénique, il est indéniable d'autre part que la contraction myotomique rythmée ne conduit pas à la progression ; car la neutralisation latérale des mouvements qui résulte de la dualité de l'appareil musculaire, et qui se produit à la phase de conjonction des deux contractions, provoque, à des moments variables, une *immobilisation* presque complète. Un tel mécanisme ne se conçoit que sur un animal fixé, comme est attaché par son pédicule vitellin l'embryon des Sélaciens ovipares.

L'irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens ne permet pas d'évoquer non plus une forme ancestrale ; car elle manque chez les Poissons (*Scylliorhinus*, *Cyprinus*, *Trutta*, *Perca*, *Carassius*) (1920 e) ; elle paraît dériver de la propriété générale d'excitabilité présentée par toute cellule, et répartie à la surface entière du revêtement cutané par la réunion syncytiale de ses éléments ; mais elle se relie, d'autre part, chez le même embryon, à la fonction nerveuse beaucoup plus compliquée et spécialisée, distribuée déjà à la région antérieure du tronc. La coexistence, dans le même organisme, de structures aussi disparates et de capacités fonctionnelles généralement aussi étrangères l'une à l'autre dans la phylogénie, compose un ensemble hétérogène qui ne peut être rattaché à aucune forme adulte connue. L'irritabilité spéciale de l'ectoderme n'est, du reste, pas inscrite dans la lignée héréditaire de tous les Amphibiens et j'ai souligné plus haut son caractère occasionnel.

Les cellules géantes ganglionnaires dorsales de la moelle représentent pour COGHILL (1914, p. 204) l'élément nerveux afférent des Chordés les plus primitifs, et, de fait, elles se rencontrent chez la plupart des Vertébrés inférieurs ; mais elles n'ont pas toujours la même situation,

ni les mêmes rapports et il est, par conséquent, difficile d'attribuer à toutes la même signification physiologique (VAN GEHUCHTEN 1897). A elles seules, du reste, elles ne peuvent constituer un système nerveux complet et l'on n'aperçoit pas d'autres éléments qui dégénèrent en même temps qu'elles au sortir de la phase embryonnaire. De plus, elles sont, comme nous l'avons vu, peu développées, ou même font défaut, chez les Sélaciens ovovivipares ; cette constatation montre combien les circonstances de milieu ont d'influence sur leur apparition. Il semble donc légitime d'admettre que leur différenciation, dans tout le groupe des Vertébrés inférieurs, provient de la similitude des conditions subies par des embryons dont la croissance a lieu sans l'aide des parents.

Les phénomènes de digestion des membranes d'enveloppe chez des Poissons, présentent un certain caractère de généralité ; elles ne se rencontrent pas seulement chez les Téléostéens ; en effet, dans l'œuf des Sélaciens, on assiste à une dissolution progressive des glaires et du gluten autour de l'embryon, tandis que la coque extérieure, dans ses parties dures et cornées, reste intacte. Le mécanisme d'éclosion présente dans chaque classe de Vertébrés, et pour chaque espèce, suivant ses conditions éthologiques spéciales, des particularités qui tiennent au nombre, à la forme et à la constitution des membranes d'enveloppe ; l'origine variée de celles-ci, ovarienne, tubaire, utérine, d'où dépend leur structure, peut expliquer, jusqu'à un certain point, la manière dont elles se comportent vis-à-vis des *excreta* déversés dans le milieu ovulaire. Les réactions de l'ectoderme se montrent aussi fort différentes ; elles varient, non seulement dans les différents groupes d'animaux, mais chez le même embryon, suivant l'époque du développement ; cependant, quelles qu'elles soient, elles peuvent être considérées comme une réponse de l'organisme aux excitations venues du milieu ambiant.

Toutes les fonctions embryonnaires étudiées doivent donc être rapportées à des « *causes actuelles* », suivant la conception de DELAGE (1895). Les diverses parties du germe se développent en fonction du milieu où elles se trouvent placées, mais il paraît naturel que certains organes reçoivent et manifestent, d'une façon plus marquée que d'autres, l'influence des conditions externes. Le caractère occasionnel de l'Irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens et de la fonction des cellules géantes de BEARD chez les Sélaciens est, ainsi que nous l'avons vu plus haut, nettement établi. Il est probable que les recherches entreprises sur la distribution, parmi les Sélaciens, de la « Contraction aneurale

rythmée des myotomes, aboutiront à constater que, de même que les fonctions précédentes, celle-ci est liée à la vie intra-ovulaire des embryons développés en dehors des parents.

Le milieu dans lequel s'effectue, depuis de nombreuses générations, la croissance des œufs pondus et dans la nature, ne montre guère de changement; les variations des conditions externes, abandonnés pendant la saison du frai, sont très faibles d'une année à l'autre; aussi l'opposition entre le caractère *transitoire* des fonctions embryonnaires et la *constance* du milieu est-elle à souligner.

Toutefois les phénomènes de mouvement, auxquels se rapportent la plupart des fonctions signalées, ne cessent pas de se produire parce qu'une de ces fonctions disparaît; les mouvements changent d'aspect, prennent une allure différente, en rapport avec les nouvelles influences qui les dirigent, mais ils n'en continuent pas moins d'exister.

Le caractère *actuel* des manifestations embryonnaires se précise encore si l'on aborde le problème de leur utilité. La sécrétion du revêtement cutané chez les Téléostéens vient sans nul doute faciliter leur éclosion. L'effet utile des premiers mouvements du corps, dans les différentes classes de vertébrés anamniotes, est plus délicat à apprécier; il est cependant aisé de constater qu'ils n'ont qu'un rapport fort éloigné avec les progrès de la locomotion. Les mouvements sont naturellement sous la dépendance des conditions mécaniques qui résultent de la forme de l'œuf (1914 b), mais, ni chez les Sélaciens, ni chez les Téléostéens (*Trutta*), ni chez les Amphibiens, leur évolution ne peut être envisagée comme un acheminement graduel vers le mode de la progression définitive. Leur signification, chez des embryons pourvus d'un vitellus abondant, enfermés dans une coque épaisse, et qui n'ont pas à « chercher » leur nourriture, n'est pas la même que chez une larve libre; ils contribuent certes à l'entretien de la vie, mais d'une manière différente. Ils agissent ici *en favorisant la nutrition des tissus*; qu'ils soient exécutés d'une façon aneurale rythmée chez les Sélaciens, et plus tard entretenus chez eux par une organisation nerveuse primitive, qu'ils soient rendus plus fréquents chez les Amphibiens par l'extension à toute la surface du corps du territoire excitable, ils paraissent avoir pour effet de faciliter la circulation du liquide intérieur, d'aider à l'élimination des déchets dans la cavité coelomique et au dehors, et de favoriser la respiration. Ils ne déterminent pas seulement une succession de pressions et de relâchements dans la zone de flexion du corps, mais un

brassage du liquide périembryonnaire, intermédiaire entre l'embryon et l'ambiance externe. Etablis à un moment où le battement cardiaque n'existe pas encore (Sélaciens 1914 a), ou vient seulement de se produire (Amphibiens 1914 c), chez des embryons déjà avancés dans leur croissance, les mouvements du corps contribuent surtout à la répartition des matériaux nutritifs et d'échange.

J'ai montré que chez la Truite (1914 b) les contractions, dans un milieu carboné, devenaient plus fréquentes et plus vives que dans un milieu oxygéné ; mais, d'autre part, il est certain, comme HARRISON (1904) l'a signalé le premier, chez les têtards de *Rana palustris* et de *Rana virescens*, que le développement des Vertébrés inférieurs peut être mené à bien, dans un milieu aéré, malgré l'immobilisation prolongée des embryons par le chlorétoxe ; j'ai pu vérifier le fait chez beaucoup d'Amphibiens et de Poissons. Si donc il est indéniable que les mouvements primitifs concourent à la respiration, à l'excrétion, à la circulation, leur jeu n'est pas indispensable à la continuation du développement ; l'efficacité reconnue de leur intervention se montre intermittente et subordonnée aux circonstances ; cependant leur exécution donne, sans doute, aux processus de la croissance une allure plus régulière.

Il est intéressant de constater que BALFOUR (1876, M. E., t. I, p. 324), sans avoir remarqué l'automatisme des premiers mouvements chez les Sélaciens, a pourtant saisi le caractère embryonnaire spécial de la fonction motrice : « Il peut être bien de dire tout de suite que ces muscles ne forment
« qu'une très petite partie des muscles qui apparaissent définitivement,
« lesquels sont développés à une période beaucoup plus tardive grâce aux
« cellules restantes des protovertèbres. La bande développée à ce stade
« paraît être une formation spéciale qui est née par l'action d'une sélection naturelle, pour rendre l'embryon capable de trouver les conditions
« nécessaires à sa respiration, par un mouvement continu, et ainsi de
« soumettre son corps aux influences d'une oxydation renouvelée ; et,
« comme telle, elle fournit un exemple intéressant d'une structure
« importante, acquise pendant et pour la vie embryonnaire. »

La disparition des fonctions embryonnaires est le résultat d'une véritable métamorphose ; car, en admettant que le changement soit limité à un appareil spécialisé, ou même réduit à un simple remaniement cellulaire à l'intérieur d'un organe, il n'en est pas moins conditionné par une modification générale de l'être vivant. Dans le cas de l'irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens, le changement est

brusque ; chez les Sélaciens, la disparition de la contraction rythmée aneurale et celle des cellules dorsales géantes de la moelle se font graduellement ; mais la vitesse des transformations ne modifie pas leur nature. Si les fonctions embryonnaires résultent des interactions actuelles qui se passent entre le germe et le milieu ambiant, leur disparition prouve, en raison de la constance des conditions externes, que le changement provient de modifications du milieu intérieur, c'est-à-dire qu'il s'est institué, entre les tissus plus évolués, des corrélations organiques nouvelles qui ne permettent pas la conservation des structures primitives, devenues inadéquates à l'ensemble de l'activité embryonnaire. Si donc l'avènement d'une fonction embryonnaire se présente comme l'effet d'interactions entre un état structural peu différencié et les conditions ambiantes, sa déchéance, à un stade ultérieur du développement, s'explique comme le résultat d'une discordance entre la structure spécialisée, précocement acquise, et les conditions nouvelles du milieu intérieur, sans qu'il soit encore possible de préciser le changement de conditions survenu.

VII

Le plan du mémoire est très simple ; après un chapitre de technique où le mode d'élevage et les procédés d'examen sont donnés, j'étudie successivement les stades G, H, I, pendant lesquels se manifeste la contraction rythmée aneurale des myotomes. Chacun d'eux comporte une description anatomique et physiologique, suivie d'une vue d'ensemble des résultats acquis. L'étude de morphologie topographique qui, à chaque étape, précède l'examen du mouvement et de l'irritabilité, permet de rapporter à des moments précis de l'ontogenèse les modifications graduelles des déplacements. Dans chaque étude physiologique de synthèse, les phénomènes généraux de l'activité musculaire ont été séparés des faits particuliers relatifs à la croissance. Après l'exposé des observations personnelles, je discute les opinions des auteurs sur le même sujet et je compare la contraction rythmée des muscles du squelette à celle du cœur embryonnaire. Le dernier chapitre résume les données acquises et les rassemble autour de deux signes principaux, le rythme et l'allure invariable du mouvement, dont la valeur comparée et le déterminisme sont examinés.

Je suis heureux d'avoir l'occasion de témoigner ma gratitude aux Maîtres qui ont guidé mes efforts. Je garde fidèlement le souvenir du très

regretté professeur ALFRED GIARD, qui m'initia aux études biologiques et me les fit aimer. Le professeur HOUSSAY dirigea mes premiers travaux sur le déterminisme du développement et de la régénération et m'accueillit avec la plus grande bienveillance dans son Laboratoire de l'École Normale Supérieure ; il n'a cessé de s'intéresser à mes recherches et j'ai plaisir à lui renouveler l'expression de mon affectueuse reconnaissance. Depuis 1904, je suis attaché à la chaire d'anatomie comparée de la Sorbonne. Je prie mon éminent Maître, M. le professeur PRUVOT, directeur du Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, et M. RACOVITZA, directeur-adjoint de cette Station, d'agréer mes remerciements pour leurs conseils éclairés et les grandes facilités de travail qu'ils m'ont accordées.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUE

I. Procédé d'élevage. — II. Modes et conditions d'examen : 1° Recherche de l'embryon ; 2° Préparation de la coque transparente ; 3° Eclairage ; 4° Température ; 5° Ouverture de la coque ; 6° Inspection physiologique ; 7° Enregistrement ; 8° Examen anatomique.

I. Procédé d'élevage

Les œufs de *Scylliorhinus canicula* peuvent être récoltés en mer, où on les trouve attachés par leurs vrilles à des touffes d'Algues et de Bryozoaires, mais il est plus simple, quand on étudie la première moitié de la vie ovulaire et que l'on ne doit pas attendre longtemps le stade d'examen, de prendre les œufs dans l'oviducte des femelles apportées par les pêcheurs ; ils sont immédiatement plongés dans l'eau de mer, emportés au Laboratoire et placés, autant que possible, à une température constante, entre 12° et 15° C. L'élevage est facile à réaliser au bord de la mer, où l'eau est renouvelée à volonté ; mais il est possible de suivre tout le développement dans les laboratoires terrestres.

J'ai reçu, en bon état, à Paris, du Laboratoire maritime Lacaze-Duthiers de Roscoff, des œufs à tous les stades, depuis le début de la segmentation. Au début du développement, ils voyagent mieux que plus tard aux stades J, K, L, M ; à cette époque l'embryon est plus grand, plus exigeant sur le degré d'oxygénation du milieu, plus délicat aux heurts parce qu'il est plus mobile dans une chambre périembryonnaire plus spacieuse. Des œufs, au stade F, ont pu, sans souffrir, mettre huit jours

à parvenir à destination à une température de 16° environ. A partir du stade O, quand la communication existe entre l'intérieur de la coque et le milieu ambiant, par les boutonnières des extrémités, la mort d'un embryon entraîne celle de tous les voisins du même récipient. Les précautions à recommander pour l'envoi sont celles-ci : ne mettre que trois œufs par bocal de deux litres ; les suspendre en pleine eau par un de leurs filaments fixé au bouchon ; remplir complètement le bocal ; marquer le dessus du colis. A la réception, on verse les œufs et l'eau de mer dans un grand cristalliseur plat, de façon que la hauteur d'eau au-dessus des œufs ne dépasse pas 4 à 5 cm., on note la température pour avoir un élément d'information sur les conditions du voyage, on nettoie la surface des coques, on recouvre le cristalliseur et on le place dans une salle retirée et fraîche, où le soleil ne pénètre pas et où la température soit, autant que possible, constante et voisine de 14°. Si ces conditions sont remplies, il suffit tous les deux ou trois jours d'aérer l'eau par un secouage prolongé, puis de la filtrer ; cependant, tous les quinze jours environ, il vaut mieux mettre les œufs dans une eau de mer nouvelle, reçue récemment.

A moins d'avoir à sa disposition une chambre à température constante, ce sont les mois d'automne et surtout ceux de printemps, où la ponte est abondante, qui sont les plus favorables à une étude suivie.

II. Modes et Conditions d'examen

1° RECHERCHE DE L'EMBRYON. — L'examen des œufs doit être pratiqué dès l'arrivée. On commence par différencier les coques les unes des autres par le nombre et la longueur des vrilles d'attache qu'on leur laisse. On cherche ensuite à préciser l'âge des embryons. Mais il faut d'abord les trouver dans l'enveloppe opaque. La manière dont ils sont disposés dans le bocal d'envoi a pour cela quelque importance ; en effet, en raison de la densité moindre du pôle animal, l'équilibre du vitellus est tel que l'embryon, sauf tout au début, est toujours tourné vers le haut. Si donc on a la précaution de noter la position de la coque, à l'arrivée, la zone de recherche est déjà circonscrite. L'opacité de l'enveloppe n'est pas toujours la même ; il est des enveloppes claires, d'autres foncées ; chez les premières, en interposant la coque entre l'œil et une source de vive lumière, on arrive vite et facilement à découvrir l'embryon, surtout à jour frisant ; chez les secondes, cette manœuvre ne

donne rien. C'est alors qu'il est intéressant de savoir à peu près où se trouve l'animal, grâce à la notation préalable de l'attitude dans le bocal d'envoi, car il n'est plus qu'une ressource pour l'apercevoir, c'est d'exfolier l'enveloppe, c'est-à-dire de lui enlever sa pellicule opaque. Dans l'ignorance de la situation approximative de l'embryon, il est préférable, plutôt que d'amincir toute la coque, de la placer pendant une journée, dans une position repérée, de la déposer au fond sur l'une des faces par exemple, ou encore de la suspendre par une extrémité, pour n'avoir à enlever de lamelle opaque que dans la région la plus élevée.

2^o PRÉPARATION DE LA COQUE TRANSPARENTE. — Que les enveloppes soient claires ou foncées, il y a toujours intérêt à regarder les embryons à travers une membrane transparente ; aussi faut-il toujours préparer les œufs. On pourrait ouvrir la coque et voir l'embryon à nu ; mais celui-ci ne résiste à l'eau de mer que quelques heures ; il est donc sacrifié par cette manœuvre et d'une façon inutile, puisqu'on le voit presque aussi bien dans l'œuf quand l'enveloppe a été amincie ; la préparation de la coque donne donc le grand avantage de suivre l'évolution du même embryon tout le temps désirable.

Il s'agit d'enlever la pellicule superficielle, ainsi que His le pratiquait déjà en 1897. Voici le procédé qui m'a paru le plus commode. Je me sers d'une lame très mince de rasoir mécanique. Tenant l'œuf de la main gauche, j'enlève parallèlement à la surface, avec la main droite, des copeaux d'enveloppe au-dessus de l'endroit où se trouve l'embryon, en ayant grand soin de ne faire aucune perforation. L'amincissement doit être assez étendu et il y a intérêt à le prolonger du côté où la lumière pénètre. On aplanit la surface éclaircie en enlevant les arêtes qui séparent les facettes d'ablation. Les œufs étant déposés à plat dans le cristalliseur d'élevage, l'embryon jeune ne tourne que très lentement vers le pôle dorsal de la boule vitelline ; on agrandit la fenêtre claire en suivant sa piste ; quand il s'arrête, il se trouve placé sous l'une des faces de la coque dans la meilleure situation pour être observé et pour se mouvoir librement. On voit combien il importe de conserver aux œufs la même attitude qui permet de retrouver le germe au même endroit dans les observations suivantes.

La constance d'une position procure à l'embryon l'avantage de conserver autour de lui l'atmosphère liquide favorable à ses déplacements, tandis qu'à tourner en divers sens, avec le gâteau vitellin, il rencontre de

nouveaux filaments glaireux qui le gênent, le tiennent renversé sur le flanc et restreignent sa mobilité.

3^o ECLAIRAGE. — L'examen extemporané de l'allure générale des battements et du rythme, à l'œil nu ou à faible grossissement, n'exige que la lumière ordinaire du jour ou des lampes ; mais dès que le travail demande de la précision, la lumière diffuse est insuffisante ; elle ne ménage pas assez d'ombre et sépare mal l'animal de son support. On se sert alors d'une source lumineuse puissante, lampe à arc ou lampe Nernst, dont on n'utilise qu'un pinceau très étroit. Il est important de maintenir des conditions de température qui assurent la sécurité de l'embryon et garantissent la valeur des observations ; on empêche l'élévation de la chaleur par l'interposition, sur le trajet des rayons, d'une cuve d'eau à faces parallèles ; d'autre part, le récipient, qui porte l'œuf, contient une large quantité d'eau de mer, qui contribue à empêcher l'échauffement. L'irritabilité des embryons par les changements de température est telle qu'il semble préférable de pratiquer les examens dans la salle même de l'élevage, où tout peut être rassemblé pour éviter les modifications de milieu qui dérèglent les mouvements.

La direction des rayons lumineux doit être rapprochée de l'horizontale, afin de ne pas éclairer en même temps le fond et l'animal ; quand celui-ci est soulevé légèrement par le pédicule sur le support vitellin, il est facile de l'isoler ; quand le germe est plus jeune, l'éclairage frisant permet encore d'exagérer les creux et les saillies de sa surface. On a toujours intérêt à varier l'éclairement pour préciser un caractère. On peut, soit illuminer l'embryon sur fond sombre, soit rendre lumineuse, au contraire, la boule vitelline et apercevoir l'embryon en ombre portée, ou bien encore regarder celui-ci par transparence en portant la lumière sur un côté pendant qu'on examine le côté opposé. Il y a lieu parfois de combiner une position spéciale de l'embryon avec un éclairage particulier, d'employer par exemple la lumière diffuse du jour avec la clarté plus précise de la lampe, de pratiquer en même temps l'examen par transparence et l'examen par réflexion ; nous ne pouvons insister davantage sur les éventualités particulières.

4^o TEMPÉRATURE. — Le degré de chaleur est un élément si important de l'activité des embryons qu'il est indispensable de le noter à chaque examen. Les sautes de température occasionnent une arythmie prolongée, mais, en milieu constant et quelque soit la température de ce milieu, entre 8° et 20°, les associations du double mouvement rythmé

suivent leur cours habituel; elles se succèdent seulement à une vitesse d'autant plus rapide que la chaleur est plus élevée. Au delà ou en deçà de ces chiffres, la contraction devient anormale. Cependant on constate une certaine accoutumance aux températures extrêmes, quand elles sont persistantes, accoutumance qui se manifeste par une tendance à la régulation des mouvements.

Je n'ai point cherché, dans le présent mémoire, à provoquer les fluctuations du rythme; j'expose les faits tels qu'ils se sont présentés, sans excepter les dérèglements occasionnels inhérents à un travail de laboratoire effectué en toutes saisons. La température ambiante fut, à peu près, la seule condition influente que je n'aie pu conduire à ma guise; j'ai dû composer avec elle et noter les variations du mouvement consécutives à ses changements. J'ai retiré de cette étude le bénéfice de voir la contraction rythmée prendre, sous l'influence de ce facteur, des aspects divers qui m'ont fourni d'utiles renseignements.

5° OUVERTURE DE LA COQUE. — Il est fort instructif de suivre l'évolution du mouvement le plus longtemps possible sur le même embryon, à travers l'enveloppe. Cependant, quand on veut fixer, d'une façon absolument précise, l'instant anatomique d'un fonctionnement, ou pratiquer une expérience directe, il faut ouvrir la coque. Cette intervention détermine deux résultats différents, suivant l'époque de l'ontogénèse où elle est pratiquée. Avant le percement naturel des fentes placées aux extrémités des contreforts latéraux, c'est-à-dire avant le stade O de BALFOUR, l'embryon, prématurément plongé dans l'eau de mer, meurt au bout de quelques heures; mais au stade O, quand les boutonnières perforées de la coque ont établi une communication normale entre les milieux intra-ovulaire et externe, l'embryon peut vivre au contact direct de l'eau de mer, en dehors de son enveloppe, à condition qu'aucune érosion de la boule vitelline ne donne une porte d'entrée à l'infection.

Voici le procédé d'ouverture qui semble préférable: il s'agit d'enlever largement la face dorsale de l'enveloppe, de façon à laisser l'embryon couché sur le vitellus au fond de celle-ci. Tandis que la coque sortie de l'eau est tenue horizontalement de la main gauche, on perce sa paroi près d'une extrémité avec la pointe de forts ciseaux tenus de la main droite; on sectionne ensuite la face dorsale de la coque autour de l'embryon, d'abord le long des contreforts latéraux, puis transversalement, de façon à découper et à libérer un clapet dorsal. On saisit celui-ci

avec une pince et on le soulève directement en haut ; des glaires sont attirées qui adhèrent à sa face profonde ; dans l'arrachement, elles peuvent faire tourner d'un côté ou de l'autre le gâteau vitellin ; on surveille donc la position de celui-ci, tirant le clapet de-ci de-là pour empêcher le retournement du vitellus ; avec les doigts on sectionne au besoin les glaires sur le bord tranchant de l'orifice qui vient d'être pratiqué. Le clapet enlevé, on remet à l'eau la coque, qui a l'aspect d'un bateau, d'une nacelle, où l'embryon se trouve dorsal et médian par rapport au vitellus, si la manœuvre est bien exécutée. L'œuf une fois remis dans l'eau, l'embryon reprend ses mouvements ; mais il est parfois besoin d'écarter les glaires qui le gênent encore, en passant le long de son corps un instrument mousse.

L'embryon des stades G, H, I, ne vit, en dehors du milieu ovulaire, que six à huit heures, à une température de 15°. Le mouvement présente parfois, au contact de l'eau de mer, un surcroît d'activité et ne retrouve sa régularité qu'au bout de quelques minutes. Après trois et quatre heures, l'embryon montre souvent des signes de faiblesse ; on observe d'ailleurs, dans la résistance offerte et la longueur de la survie, des différences considérables, qui tiennent à l'état antérieur des embryons, à leur âge et à la façon dont ils ont été traités pendant l'éclosion artificielle.

6° INSPECTION PHYSIOLOGIQUE. — La plupart des examens ont été pratiqués à l'aide du microscope binoculaire. L'ensemble du mouvement s'aperçoit bien, sous l'oculaire I, avec l'objectif de 55 mm., ou l'a°, de Zeiss. Quand on veut saisir la contraction des myotomes, il est nécessaire de grossir davantage et d'employer par exemple l'oculaire II, avec les objectifs a² ou a³ ; l'oculaire IV est trop sombre.

La répétition fidèle du même mouvement rend possible d'en fixer les caractères avec sûreté et m'a permis de reproduire quelques tracés linéaires des flexuosités axiales qui schématisent l'allure des déplacements. Le dessin anatomique détaillé a toujours été fait sur l'animal immobile, frais ou fixé.

La contraction se répète, pour une température de 16°, à la vitesse moyenne d'une toutes les deux secondes ; cette rapidité n'est pas telle qu'on ne puisse estimer, à une simple inspection, la valeur de la flexion pour tous les territoires, ainsi que le mode de l'onde propagée, et, en général, tous les phénomènes qui ont trait à la position du corps dans l'espace. Il en est autrement des événements qui se succèdent *dans le*

temps, et qui se rapportent aux combinaisons diverses et successives des mouvements ; l'obligation s'impose alors de séparer la constatation des faits, de la réflexion qui étudie leurs rapports et discute leur coordination. L'essai d'isoler mentalement, dans l'ensemble des mouvements, certaines particularités du rythme, en portant sur elles, à travers les renouvellements successifs, une attention exclusive, augmente le pouvoir d'analyse, mais n'aboutit pas à découvrir le mécanisme intime des phénomènes. Un enregistrement des associations bilatérales de mouvements apparaît comme nécessaire pour comprendre leur succession.

7^o ENREGISTREMENT. — I. *Procédés*. Deux procédés de précision pouvaient être employés : l'inscription graphique et la chronophotographie. Ils ont tous deux leurs mérites et leurs difficultés ; j'apprécierai plus tard les uns et les autres au moment de publier les résultats qu'ils m'ont donnés.

Dans le courant de ce travail, je n'ai fait usage que de procédés simples et facilement accessibles. C'est uniquement en notant les attitudes successives des embryons que j'ai compris l'indépendance de chaque bande myotomique et que j'ai pu élucider le problème des combinaisons motrices. Les temps de chaque révolution furent mesurés grâce à un procédé d'analyse mentale que nous exposons plus loin. Ces moyens simples sont immédiatement à la portée de l'observateur, dans toutes les circonstances.

II. *Enregistrement des combinaisons motrices*. On sépare la désignation des attitudes de leur mode de succession en inscrivant, à la suite les unes des autres, par des abréviations ou des signes conventionnels, et dans l'ordre où elles se présentent, les diverses combinaisons des deux mouvements opposés, les égalisations, les claudications, les conjonctions, ainsi que la durée des temps de pause qui les séparent. On s'attache surtout à marquer exactement *la direction du premier mouvement*. Les notations sont poursuivies pendant plusieurs minutes ; puis, à tête reposée, la succession des faits recueillis est analysée pendant que l'esprit garde encore le souvenir des aspects divers que présentait chacun d'eux.

Une remarque générale s'impose, c'est que la combinaison des mouvements droit et gauche formée d'après l'intervalle qui sépare chacun d'eux (claudication, égalisation, rencontre) est purement *subjective*. Les mouvements sont indépendants et ne se combinent pas ; c'est notre esprit qui les associe, d'après le moment où ils se produisent, en réunissant les plus proches. Nous utilisons avec soin ces *associations*

visuelles ; nous en réglémentons l'emploi (Voir Embryon S Ba¹, n° 10 du stade G), mais nous savons aussi qu'elles ne sont qu'un moyen de suivre les événements.

III. *Mesure du temps des révolutions.* 1° La *durée totale des périodes* est donnée avec une suffisante exactitude par un chronomètre ou mieux par un *métronome* dont on accorde les battements aux oscillations motricées ; le métronome est précieux en ce qu'il indique le temps à l'oreille pendant que les yeux sont occupés à suivre les mouvements.

2° Mais si le métronome mesure bien la durée complète des révolutions, il saisit plus difficilement *les temps particuliers de chaque phénomène*. Aussi, dans l'analyse intérieure des périodes, avons nous constamment fait usage d'une division chronologique qui est basée sur les particularités du mouvement lui-même et prend comme unité de temps la durée de la flexion céphalique. La tête rigide se déplace à droite, à gauche, et sert d'indice. On compte de 0 à 1 l'intervalle qu'elle met à parcourir la distance de la ligne médiane au point maximum d'écart. En procédant ainsi, je n'entreprends pas de mesurer la durée de la contraction musculaire elle-même ; en effet, le déplacement de la tête résulte du resserrement d'un grand nombre de myotomes dont la contraction, par suite de la propagation, n'est pas simultanée. Je m'en tiens seulement au phénomène visible d'abduction céphalique ; une fois le temps du phénomène évalué mentalement, je continue à compter 2, 3, 4..., *suivant la cadence donnée par lui*.

Le déplacement passif, ou de retour de la tête à la ligne médiane, se trouve aux stades G et H de durée sensiblement égale à celle de la flexion active, de sorte qu'on a, pendant cette période du développement, un moyen de contrôler si le premier temps a été établi correctement ; on est, en effet, quelquefois surpris par le départ du mouvement, et le premier temps peut être difficile à évaluer. Le second temps est toujours facile à mesurer parce que l'attention est attirée sur lui et que ses limites sont nettes : il commence au point mort de l'écart céphalique maximum et finit au retour de la tête à la ligne médiane.

Dans l'évaluation des temps, certaines erreurs sont à éviter. Il est nécessaire que la tête soit libre dans son déplacement, c'est-à-dire qu'elle ne soit pas gênée par le mouvement opposé et qu'aucun obstacle mécanique extérieur ne limite son transport. Il faut aussi prendre garde, au seuil du stade I, que le retour passif est plus lent à sa terminaison qu'à

son début ; car, à mesure que la courbe active se prononce, le redressement élastique du corps devient plus difficile ; il est toujours complet, mais la vitesse de son parcours varie ; elle est maximum au plus fort de la flexion, minimum près de la ligne axiale.

Suivant la rapidité de renouvellement des contractions, on obtient pour une révolution, avec la cadence basée sur la durée de la flexion céphalique prise comme unité, un nombre de temps plus ou moins grand, par lequel il suffit de diviser le chiffre de la durée totale, marqué en secondes par le métronome, pour connaître assez exactement la valeur réelle des temps que mettent à s'accomplir les principaux phénomènes : la flexion, le retour, la pause. Il n'est pas difficile de compter mentalement 10 à 20 temps avec une cadence régulière et il est rare qu'on soit obligé de compter davantage. A une température basse (8°), la révolution devient plus longue, mais alors le renouvellement de la contraction n'est plus rythmé.

Dans l'analyse des phénomènes, *il est aussi utile de connaître le rapport qui lie le temps de la contraction à celui de la détente, que de mesurer la durée entière des révolutions.* Le procédé de numération employé donne à la fois les deux renseignements. Ainsi, en comparant le nombre des temps que dure une révolution musculaire, à des températures différentes, on voit le chiffre monter quand l'activité est amoindrie et diminuer quand elle est plus vive. A une température élevée, le premier mouvement est accéléré et il s'ensuit une rapidité de numération plus grande, mais la période de relâchement du muscle aussi est écourtée et, fait intéressant, *la durée de cette détente diminue plus vite que celle de la période de contraction.* C'est pourquoi quand la chaleur monte (jusqu'à 20°), le nombre des temps comptés dans une révolution musculaire diminue rapidement ; ainsi de 12 temps à 14°, il passe à 4 temps à 18°.

Ces changements dans le nombre des temps suivant les températures, constatés au moment même de l'observation, sans qu'un instrument de contrôle soit nécessaire pour les établir, sont très précieux pour la comparaison des réactions, dans les conditions variables d'un examen ; et quand le milieu est constant, la fixité reconnue du nombre des temps dans les périodes successives, garantit leur régularité. Le rythme des contractions est en effet le caractère capital de la fonction musculaire aneurale ; le temps réel que durent les révolutions est d'importance secondaire ; tout l'intérêt se concentre sur la comparaison des

temps que durent les révolutions successives et sur les événements particuliers qui se passent à chacun d'eux.

La comparaison des résultats de l'enregistrement mental doit être limitée à un seul stade ; car à mesure que plus de myotomes participent à la flexion et que la courbe devient plus prononcée, le premier temps devient plus long et, par conséquent, pour une durée égale, le nombre des temps comptés diminue. *Le premier temps augmente de durée avec la croissance* (voir stade I). Un même nombre de temps, constaté à deux moments différents du développement, signifie donc une durée plus longue au stade le plus avancé, et une durée plus courte au stade le plus précoce.

8° EXAMEN ANATOMIQUE. — a) *A travers la coque.* Sur le vivant, pendant les stades G, H, I, il est difficile d'apprécier exactement l'âge de l'embryon ; celui-ci n'est pas en position de bien montrer tous ses caractères ; placé au dessus de la boule vitelline il présente, en général, le dos à l'observateur. En faisant voyager le vitellus, par des inclinaisons diverses de l'enveloppe, on arrive à le renverser légèrement, mais comme il est transparent et de même couleur que le fond, on n'obtient guère, par ce procédé, de renseignements décisifs ; on ne constate, par exemple, le nombre exact des fentes branchiales que lorsqu'elles sont déjà bien formées. Les caractères les plus accessibles sont ceux de la face dorsale ; elle montre l'aspect du rhombencéphale, la disposition de la cuvette auriculaire, la longueur et la proportion des trois segments du corps, pédiculaire, antérieur, post-pédiculaire, soulignés par les mouvements. Au stade I, quand la queue s'enroule en crosse ventrale, sa véritable longueur échappe.

On n'arrive donc sur le vivant qu'à suivre difficilement le stade à travers l'enveloppe ; pour fixer exactement les caractères anatomiques, un examen direct de l'embryon, hors de l'enveloppe, s'impose.

b) *La coque ouverte.* La vue de l'animal en position dorsale sur le haut du vitellus et simplement débarrassé des glaires qui l'entourent, ne suffit pas encore pour déterminer l'époque précise du développement. Il est nécessaire de le mettre de profil, d'examiner ses faces latérales, à la fois en lumière transmise et par réflexion ; on précise ainsi l'état des fentes branchiales et on observe le cœur ; il y a même intérêt pour cette observation à interposer derrière la région cardiaque et branchiale un écran foncé.

Mais du moment que la coque est ouverte, l'embryon des stades

de contraction aneurale est destiné à périr. Il est dès lors préférable d'attendre la fin de l'observation ou de l'expérience pour saisir ses caractères. On peut estimer utile de le détacher avec son plateau vitellin de sustentation et, par cette manœuvre, de le conserver à l'état de vie atténuée pendant une heure environ; mais nous avons reconnu que pour être certain de l'étudier dans son attitude normale et ses rapports naturels, il valait mieux *le fixer en place*, au sommet de la boule vitelline, et effectuer ensuite, après coup, les constatations morphologiques. Ces précautions sont même absolument nécessaires si l'on veut préciser les relations mécaniques qui lient l'animal à son milieu dans la chambre embryonnaire. La connaissance de ces rapports est très importante et sans elle il est vain de chercher le déterminisme rigoureux des mouvements.

Par la fixation au formol neutre, à 10-20 p. 100, les tissus restent suffisamment transparents pour que l'étude consécutive, en lumière transmise, apporte presque autant de renseignements que l'examen sur le vivant. Nous avons varié les fixateurs, mais employé surtout le formol picrique, diverses liqueurs chromo-osmiques, le sublimé; la diversité des fixations permet d'obtenir des opacités différentes et des variations d'aspect, utiles à l'examen topographique.

Les dessins, silhouettés à la chambre claire d'Abbe, sont accompagnés d'une échelle de dimensions, graduée en millimètres.

CHAPITRE II

Le stade G.

La première contraction apparaît tout à la fin du stade G. Le début de la fonction musculaire se fait aussi exactement au cours du développement que l'apparition d'un caractère anatomique, que la formation des fentes branchiales, des saillies oculaires, des fossettes olfactives. Il est l'expression d'un état structural de la fibre musculaire, qui entraîne son activité. Le fonctionnement paraît d'abord dans les myotomes antérieurs, les premiers nés dans l'ontogenèse, puis envahit successivement les myotomes postérieurs, dont l'aptitude à la contraction marque une étape ultérieure du développement. Le passage de l'inertie à la mobilité, pour les premiers myotomes, est un événement

considérable et soudain, qui attire l'attention plus qu'aucun phénomène morphologique, dont la naissance se montre toujours lente et progressive.

Les embryons vivants, étudiés en vue de l'apparition des mouvements, ont été répartis en deux groupes suivant les conditions biologiques où ils étaient placés. La plupart furent examinés *pendant l'été*, à la Sorbonne, à une température de 18° environ, supérieure d'environ 4° à la normale. Cette élévation de température accélère le développement et augmente la fréquence des contractions, mais ne les altère pas. Elle donne l'avantage de prévoir et permet d'attendre, à *quelques heures près*, la première oscillation ; elle aide par conséquent à en fixer les caractères. Les trois derniers embryons examinés ont été suivis *en hiver* au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, à une température plus basse, soit voisine de la normale (14°), soit légèrement inférieure à celle-ci (12°). Les premiers mouvements sont alors ralentis, peu étendus, longs à venir, difficiles à prévoir dans leur apparition ; mais en revanche l'analyse des flexions est plus aisée et conduit à des résultats plus importants.

§ I. DESCRIPTION DES EMBRYONS

I. Caractères anatomiques

1° Aspect d'un embryon vivant (I), au début du stade (fig. I) (p. 252) ; 2° Aspect d'un embryon vivant, encore inerte (II), à la fin du stade (fig. II) (p. 254) ; 3° Etude d'un embryon fixé, encore inerte (III), à la fin du stade (fig. III-VI) (p. 255) ; 4° Les caractères des embryons vivants à l'apparition du mouvement (fig. VII-XIII) (p. 263) ; 5° Comparaison avec les types classiques du stade G : 1° Type de BALFOUR ; 2° Type de H.-E et F. ZIEGLER. (p. 265).

Voici d'abord l'aspect de deux embryons vivants, immobiles, appartenant l'un au début, l'autre à la fin du stade ; nous examinons ensuite un embryon fixé, alors qu'il était encore inerte mais sur le point de se mouvoir ; nous passons finalement en revue les embryons mobiles et vivants dont l'observation physiologique est donnée plus loin.

1° Aspect d'un embryon vivant (I) vu à travers la coque au début du stade (fig. I).

Les premiers mouvements de cet embryon ont été observés (Embryon d, n° 7, fig. XII) vingt-deux heures après l'exécution de la figure I ; le second dessin (fig. XII), fait à l'apparition du mouvement, montre les changements très rapides effectués en ce laps de temps, à une température de 18°. La comparaison des deux images et la connaissance des transformations qui se sont produites entre elles fournit, pour

toute figure d'embryon intermédiaire, des éléments précieux d'information sur le moment d'apparition de la mobilité.

Pendant la plus grande partie du stade, l'embryon, vu par la face dorsale, a l'aspect d'une petite baguette rigide, opaque et blanche, longue de 2 mm. 8 à 3 mm. 5, portée par la partie postérieure d'un blastoderme plat, déjà très étalé. La gouttière nerveuse vient de se fermer par la réunion de ses bords, mais la trace de cette jonction persiste sous l'aspect de deux fissures médianes, placées l'une en avant, au niveau d'un renflement qui se révèle comme le neuromère de la VII^e paire crânienne, l'autre à la partie la plus reculée du tube nerveux, au-dessus du canal neurentérique. Les deux extrémités du corps sont très élargies. Les lobes caudaux font une forte saillie latérale. Le cerveau est à son maximum d'expansion transversale, après fermeture de sa cavité. La région commune encore à la V^e paire et au cerveau moyen est la plus étalée; la membrane mince, semi-transparente qui constitue le toit de sa partie centrale est grisâtre et voile imparfaitement l'ombre dense très visible de la cavité nerveuse sous-jacente. Les trois vésicules cérébrales primitives ne sont pas distinctes; leur emplacement ultérieur peut à peine être soupçonné. Il est bien certain qu'aucune limite ne s'aperçoit entre le rhombencéphale et le mésencéphale dans la partie la plus large de l'ampoule cérébrale et, d'autre part, aucune indication n'est encore fournie extérieurement d'une frontière entre le mésencéphale et le prosencéphale. Si l'on se reporte du reste au travail de KUPFFER (1905), p. 69, on voit, à la figure 83, qu'un embryon d'*Acanthias* de 4 mm. de long et d'environ 30 métamères, donc plus âgé, montre les deux vésicules antérieures confondues en un archencéphale.

Sur notre embryon, l'échancrure neuroporale est bien visible. Le canal neuroporique est-il ouvert? Nous verrons plus loin, sur l'embryon fixé, qu'on peut affirmer sa perméabilité. De chaque côté de l'archentéron et au-dessous de lui, font saillie les deux vésicules optiques, qui dépassent à peine en dehors l'alignement latéral du cerveau. En arrière de la vésicule encéphalique, large, discoïdale, le renflement beaucoup moins ample du *Facial* est flanqué latéralement, à distance de la paroi nerveuse, de



FIG. 1. Embryon d (N° 1, Anatomie; N° 7, Physiologie du stade G) aperçu à travers la coque rendue transparente, 22 heures avant le mouvement : température d'élevage : 18° C.

deux croissants brillants, à concavité interne, qui encadrent la convexité de ce neuromère et constituent la partie dorsale des *placodes acoustiques* ; la naissance de ces derniers se révèle donc beaucoup plus précoce qu'on ne l'avait signalé jusqu'à présent. Le tube nerveux est continué, plus loin, par une nouvelle dilatation, plus petite que la précédente, ayant l'aspect d'un cône tronqué à base antérieure, où prendront plus tard leur origine les IX^e et X^e paires.

Le tronc est la partie la plus étroite de la tige embryonnaire ; on peut y compter 17 métamères grâce aux trainées transversales plus foncées qui marquent les espaces intermétamériques ; la longueur totale est d'environ 2 mm. 5.

2^o Aspect d'un embryon vivant et inerte (II) vu à travers la coque à la fin du stade G (fig. II).

Il mesure près de 3 mm. ; il commence ses mouvements six heures après cet examen, à une température de 18°. Nous le retrouverons au stade H (Embryon z, n^o 4, fig. XX).



FIG. II, Embryon z (N^o II, Anatomie du stade G) vu à travers la coque, 6 heures avant l'apparition du mouvement.

Les modifications morphologiques qui le distinguent du précédent sont les suivantes : le corps, plus étroit dans toutes ses parties, s'est développé dans le sens de la hauteur, au-dessus du vitellus ; les extrémités sont encore les parties les plus larges, mais elles s'étendent moins en dehors et la région cardiaque, dont le volume augmente, commence à être aperçue. La crête dorsale est bien constituée, la réunion des parois de la gouttière nerveuse est complète. La tête présente une saillie antérieure médiane, arrondie, constituée par la partie la plus basse de l'archentéron ; mais, par suite du recourbement ventral de l'extrémité antérieure, qui va de pair avec la voussure en dôme de la région rhombencéphalique, il devient difficile sur une vue dorsale d'apprécier exactement la croissance du cerveau. Les deux vésicules oculaires ont grandi et saillent latéralement pendant que la région commune aux cervaux moyen et postérieur se développe dans le sens de la hauteur, en perdant sa largeur primitive. L'archentéron est réuni à la région du facial par un

talus nerveux médian. En avant du neuromère de la VII^e paire une différenciation neuromérique s'accomplit, qui n'est pas celle du trijumeau, mais celle du *renflement intermédiaire* aux deux paires nerveuses d'où ne

naît aucune racine dorsale (LOCY 1895, NÉAL 1898). La tranche supérieure, scintillante à la lumière, des plaques auditives, présente avec plus de netteté l'aspect arciforme. *La région renflée, tronconique des IX^e et X^e paires* continue d'opérer la transition entre la partie antérieure et large du rhombencéphale et le tube médullaire plus étroit. La distinction des myotomes est plus aisée qu'auparavant ; la lumière réfléchie les montre comme des territoires blanchâtres délimités par des intervalles plus foncés ; on en compte dix-neuf entre les placodes auditifs et les renflements caudaux.

3° *Etude d'un embryon encore inerte (III) et fixé à la fin du stade G*
(fig. III-VI).

Après la fixation au formol neutre à 10 p. 100, sur place, pendant une heure, nous avons sectionné, au plus près de l'embryon, la paroi vitelline environnante, de façon à conserver la forme du pédicule vitellin. Nous examinerons cet embryon sous les quatre aspects suivants, qui ont été dessinés :

1°) Vu en lumière réfléchie par la face dorsale, comme les deux embryons vivants précédemment étudiés ;
2°) vu par la face dorsale, en transparence ; 3°) regardé en transparence par la face latérale gauche ; 4°) observé par la face ventrale sous le jet d'une lumière horizontale.

L'ensemble des caractères indique qu'il est parvenu à la fin du stade G, et sa comparaison avec les silhouettes des embryons mobiles et vivants donnés plus loin (fig. VII à XI) prouve qu'il est au seuil du mouvement. Son apparence un peu trapue et ramassée peut être attribuée à la rétraction du liquide fixateur. Sa longueur est de 2 mm. 8 après la formolisation, mais l'on doit estimer qu'il possédait un peu plus de 3 mm. avant elle.

La figure III, où nous le voyons de dos en lumière réfléchie, ressemble à la figure II. Cependant, certaines particularités désignent l'embryon III comme plus avancé que le II. Proportionnellement à la largeur du tronc, les renflements latéraux de l'extrémité caudale sont moins saillants et plus arrondis ; la crête dorsale, qui fait suite à la réunion des bords de la gouttière médullaire, s'étale moins à sa terminaison postérieure et se trouve encadrée dans la queue au lieu de faire



FIG. III. Embryon N° III (Anatomie du stade G) non mobile et fixé. Région dorsale vue en lumière réfléchie.

saillie en arrière d'elle. La région du neuromère préfacial, ou post-trigéminal, est mieux circonscrite, plus développée en hauteur ; elle se distingue plus complètement de la région cérébrale antérieure, elle-même plus ramassée et plus élevée dans le plan sagittal. En arrière d'elle se trouve le neuromère *facial*, plus bombé, flanqué latéralement des *placodes acoustiques*, concaves en dedans ; le raccord avec le tube médullaire se fait



FIG. IV. Aspect dorsal, en lumière transmise, de l'embryon N° III (Anatomie du stade G) non mobile et fixé.

toujours par une région allongée, tronconique, où l'on ne distingue encore aucune spécification neuromérique. Les faces latérales de la tête sont plus dégagées. Le cerveau antérieur ne montre à une vue dorsale, comme chez l'embryon II, qu'une petite proéminence médiane ; la diminution de sa saillie résulte d'un recourbement ventral plus prononcé. Certains détails impossibles à déceler sur le vivant, sont visibles à un fort grossissement. Le plafond épendymaire, très mince, laisse transparaître la disposition intérieure des parois nerveuses et des cavités ; on voit en particulier l'ouverture plus sombre du mésencéphale déboucher, à plein canal, dans le rhombencéphale ; la partie antéro-supérieure de celui-ci n'est pas encore délimitée, mais son plancher, mieux formé que le toit, constitue déjà la partie basse de la fissure qui séparera, au stade suivant, les vésicules moyenne et postérieure.

Superficiellement, le dos de l'embryon est parcouru, d'une extrémité à l'autre, par une crête ectodermique médiane d'où descendent latéralement deux plans inclinés, comme les versants d'un toit. Sous le tronc, on voit dépasser de chaque côté les bords latéraux du blastoderme vitellin, sectionnés longitudinalement.

Le nombre des protovertèbres est de vingt.

La figure IV représente l'aspect dorsal de l'embryon en lumière transmise ; elle nous dévoile les dilatations successives du tube nerveux en rapport avec les renflements extérieurs signalés. Cependant la partie claire centrale n'épouse pas absolument la forme des contours extérieurs ; en passant à travers le plancher nerveux, elle signale surtout l'épaisseur et la densité des parois latérales, plus développées à leur base qu'à leur sommet. On aperçoit d'abord, tout à fait en avant, la proéminence de la *région prosencéphalique*, dans laquelle on distingue trois teintes

différentes, et on localise cinq territoires : un médian longitudinal, le canal clair et très reconnaissable du *neuropore*, deux bandes sombres qui bordent celui-ci de chaque côté et qui correspondent à l'épaississement des parois neuroporiques et deux territoires externes, en demi-teinte, qui constituent les parois normales du cerveau. Derrière le bouton saillant du prosencéphale se place la *cavité mésencéphalique* très ample, qui ressemble au large ventre d'une fiole pansue, dont le fond serait dirigé en avant, tandis que le goulot étroit et annulaire s'allongerait dans le rhombencéphale. Deux ampoules seulement au lieu des trois renflements externes (fig. III) constituent les dilatations visibles de celui-ci ; elles correspondent en grande partie aux renflements extérieurs reconnus comme territoires *facial* et *préfacial*, mais elles les dépassent en avant et en arrière. L'ampoule postérieure, allongée jusqu'à la lumière plus étroite du tube médullaire comprend non seulement les origines dorsales de la VII^e paire mais aussi, dans sa région effilée, celles des IX^e et X^e paires à peine ébauchées et sans trace de spécialisation. De même, l'ampoule antérieure ne comprend pas seulement la partie large qui constitue le neuromère intermédiaire au trijumeau et au facial, mais encore une petite région antérieure en forme d'auneau, placée à l'entrée du goulot rhombencéphalique, où les origines du trijumeau sont en formation. A ce niveau les parois latérales sont plus sombres et la clarté qui vient du-fond est légèrement assombrie.

Les parois latérales de la dilatation faciale sont renforcées par les épaississements des placodes acoustiques. En arrière, la lumière très étroite du tube médullaire aboutit au canal neurentérique dont on ne peut que deviner l'entrée, au milieu de la tache dense et foncée que forme l'extrémité caudale. En avant, les vésicules oculaires montrent leurs saillies très obscures où l'on n'aperçoit aucune luminosité.

La figure v, qui présente en transparence la face latérale gauche, montre des détails suggestifs. Dans l'ensemble, l'embryon est cambré dorsalement ; la région ventrale de la tête est horizontale, mais sa région supérieure est très bombée ; le sommet de la convexité est situé au niveau de l'entrée du rhombencéphale tandis que la région auditive se trouve placée légèrement en contre-bas sur le versant postérieur du dôme céphalique. Ce versant de la tête est de beaucoup le plus long ; il se poursuit jusqu'à plus de moitié de la longueur de l'animal ; car le fond de l'ensellure dorsale se place au sixième myotome post-auriculaire, compté en prenant pour points de repère les travées claires verticales qui seg-

mentent la masse musculo-branchiale en voie de développement. La partie postérieure du tronc n'est pas absolument horizontale, mais se relève d'une façon très légère vers la queue.

Dans le corps de l'embryon la particularité la plus frappante est le trajet de la chorde dorsale ; elle apparaît comme un ruban clair, étendu depuis l'œil jusqu'à la queue ; les parties supérieures des myotomes qui, sur une vue exactement latérale, la dépasseraient un peu vers le haut, dans les parties moyennes et antérieures du tronc tout au moins, se projettent à cause du relèvement du dos, plus bas que sa tranche dorsale, qui apparaît ininterrompue. On constate en avant, sur son parcours, quelques flexuosités. Le premier angle à sommet dorsal se place à la



FIG. V. Face latérale gauche, vue un peu dorsalement, en transparence, de l'embryon N° III (Anatomie du stade G) non mobile et fixé, déjà représenté fig. III et IV.

limite postérieure de l'archencéphale, au niveau où se formera plus tard la fissure rhombo-mésencéphalique ; la partie légèrement ascendante qui le suit correspond, en avant, à une

région cérébrale, mi-foncée, qui est celle de l'origine du trijumeau et, en arrière, à une région claire qui est celle du neuromère intermédiaire ; puis, sous les VII^e, IX^e et X^e paires crâniennes, une nouvelle inflexion borde la partie inférieure du placode acoustique. Plus loin, se voient, transversalement placés les uns derrière les autres, les espaces clairs intermyotomiques dont la partie dorsale ne peut être distinguée de la région brillante de la chorde ; au-dessus des premiers intervalles, la chorde présente un léger sillon et, entre les sillons, une légère convexité.

Le dénombrement exact des premiers myotomes post-auriculaires par les contours extérieurs est toujours aléatoire ; au stade G, la distinction avec les arcs branchiaux en formation est difficile ; plus tard, le remaniement prolongé des myotomes sus-branchiaux, pendant le développement de la tête et des branchies, introduit, dans la région, des changements que l'attention la plus vive, aidée des meilleurs modes d'éclaircissement, ne parvient guère à débrouiller. Le long du corps, au contraire, les myotomes s'inscrivent nettement comme de petits rectangles sombres allongés verticalement et partout encadrés de clair, sauf à leur face ventrale ; pourtant, même de ce côté, ils sont souvent bordés d'une

ligne brillante ; au delà de celle-ci, pour les dix premiers myotomes, on aperçoit encore un petit prolongement ventral et grisâtre, effilé vers le bas, qui correspond, à n'en pas douter, à une épaisseur plus grande de la plaque pariétale. En admettant que la bande obscure placée derrière le placode auriculaire et devant le premier feston ventral de la chorde, représente le premier segment occipital, je compte en tout 20 myotomes. Le dernier se voit un peu en avant du niveau transversal de l'attache pédiculaire postérieure ; il est à peine visible, et ce peu de visibilité vient accroître l'incertitude d'un dénombrement conforme à la réalité. Cette incertitude s'accroît encore en raison des traces de subdivision que nous offrent les deux segments antérieurs qui, sous certaines incidences, paraissent : le premier, double, le second, triple.

La partie antérieure de la chorde semble se prolonger jusqu'au-dessous et en arrière de l'œil et d'autre part un ruban clair, partant de ce point, se dirige horizontalement en arrière en suivant, jusqu'au cœur, le plan ventral de la tête. Il existe à ce niveau une continuité apparente d'organes transparents, que la connaissance, poussée très loin, de l'anatomie dans cette région et un examen attentif permettent d'analyser exactement. La chorde se termine en réalité au-dessus du niveau transversal des vésicules oculaires et le tissu clair qui semble la prolonger vers le bas est celui de l'intestin préoral. La tige horizontale ventrale est une illusion provoquée par l'opacité plus grande du raphé médian bucco-pharyngien, représenté par la ligne foncée supérieure, tandis que l'espace clair sous-jacent est dessiné par les bords latéraux du plancher buccal qui descendent un peu plus bas.

Le tube nerveux nous présente successivement ses différentes parties. En avant, un grand espace clair signale le ventricule archencéphalique, au bas duquel, au niveau de la marge inférieure de la tête, se place l'opacité du globe oculaire ; au milieu de celui-ci se dessine une tache claire, premier indice du cristallin. En tournant l'embryon, sous le même éclairage, de la position de la figure IV à celle de la figure V, on constate que la délimitation des deux vésicules antérieure et moyenne, ébauchée sur la vue dorsale, correspond à la ligne sombre sus-oculaire de la vue latérale. La région dorsale de l'archencéphale est limitée, comme nous l'avons dit, par une paroi sombre qui part du premier angle de la chorde.

Le rhombencéphale présente des différences de lumière dont nous connaissons déjà la signification ; une première bande sombre, verticale,

correspond à l'origine dorsale postérieure de la V^e paire : peut-être doit-on voir dans la partie sombre placée en avant de l'angle chordal l'origine antérieure, thalamique du même nerf. La bande claire qui suit est la partie latérale du neuromère sans origine nerveuse spéciale. Puis vient le monticule sombre discoïdal, où se trouvent confondues les opacités résultant de l'origine des VII^e et IX^e paires et du placode acoustique : la VII^e paire correspond à l'avant et la IX^e à l'arrière de la tache sensorielle ; la bande obscure qui prolonge en arrière la crête neurale fait soupçonner la possibilité d'une ébauche de la X^e paire. Plus loin, le tube médullaire se devine assez mal, comme un mince ruban clair suschordal dont l'extrémité postérieure disparaît dans le tissu compact de la queue.

Au-dessous de la chorde, nous apercevons, en avant, un premier territoire sombre triangulaire à base inférieure qui correspond à la région maxillaire ; en son milieu s'inscrit, en clair, un petit espace semblablement triangulaire qui montre avec beaucoup de netteté la « cavité mandibulaire » ; la bordure postérieure de celle-ci se trouve plus spécialement au-dessous de l'origine de la V^e paire. Derrière elle, la première fente branchiale est manifeste ; on sait qu'elle ne s'ouvre à l'extérieur qu'à une époque beaucoup plus reculée (stade K) ; elle a actuellement l'aspect d'une large tache brillante, plus étendue dans sa partie dorsale qui présente un maximum de clarté, qu'à sa partie inférieure ; sa base dorsale est placée au-dessous de la région transparente du rhombencéphale, intermédiaire aux V^e et VII^e paires nerveuses ; son sommet descend devant le péricarde. L'opacité de l'arc hyoïdien qui la borde en arrière se prolonge en bas jusqu'au point culminant de la région cardiaque et en haut, au-dessus de la chorde, sur la lisière antérieure du renflement acoustique.

La densité plus grande du territoire du nerf facial vis-à-vis de celui du trijumeau est en rapport avec la précocité de sa formation. Sous les régions moyenne et postérieure du placode acoustique, on aperçoit une région demi éclairée où la lueur centrale, encore indécise, marque la place où se formera la deuxième fente branchiale. L'apparition des fentes se révèle ainsi *d'une façon progressive*, dans les conditions excellentes des moyens d'études actuels. Les signes caractéristiques donnés par BALFOUR aux stades G, H, I, relatifs au nombre des fentes, et qui méritent d'être considérés comme le moyen le plus simple et le plus sûr de les reconnaître, ne conservent la valeur exacte que le grand embryologiste leur avait attribuée qu'à la condition que les embryons soient

examinés à un faible grossissement. En effet, il faut faire la part des moyens techniques plus perfectionnés que nous possédons, vis-à-vis de ceux que possédait BALFOUR et ne considérer comme « apparues » que les poches nettement visibles. La traînée d'ombre qui fait suite à la deuxième fente branchiale, dont nous avons pu deviner la place, s'étend en arrière et en bas jusqu'à près de la moitié de la longueur du corps ; sa lisière antérieure se trouve sous le pourtour postérieur du placode acoustique à l'endroit de l'origine probable de la IX^e paire. Dans le haut de la région branchiale postérieure, la traînée d'ombre commence à être segmentée par les festons brillants des lignes inter-métamériques. Le péricarde, visible en clair, a des limites peu précises et le cœur apparaît comme un canal horizontal et demi-transparent, plus large en arrière qu'en avant, qui traverse la cavité péricardique.

Les formations pharyngo-branchiales peuvent aussi être repérées sur les figures précédentes ; ainsi, en transparence, sur la figure IV, la cavité mandibulaire est facile à reconnaître comme un espace triangulaire bien encadré de parois plus foncées ; la lumière qui passe par la première fente branchiale est moins vive et moins bien délimitée ; le trait sinueux, que l'on voit border longitudinalement la paroi encéphalique ventrale gauche, est tracé par le bord dorso-latéral de la corde. En lumière réfléchie, sur la figure III, la place des deux cavités antérieures mandibulaire et branchiale se révèle par une clarté plus grande ; on voit particulièrement bien le soulèvement de leur paroi externe ; la saillie mandibulaire, la plus éclairée, est aussi la plus forte. Au-dessous et en arrière du placode acoustique, on aperçoit un renflement plus étalé, au niveau duquel la deuxième poche branchiale est en formation ; plus bas et en avant, entre celle-ci et la première poche, transparaît la région cardiaque.

Si nous examinons maintenant le profil inférieur de la face latérale (fig. V), nous voyons que le pédicule vitellin est à peine formé ; il ne soulève pas l'embryon au-dessus du vitellus et ce sont les parois même du corps, développées en hauteur, qui dressent l'animal au-dessus du jaune. Le pédicule ne constitue donc pas encore un véritable socle, mais seulement une base rigide qui soutient l'embryon, en ne laissant dégagées que ses extrémités ; en avant, son point d'attache est au bas de la paroi péricardique antérieure ; en arrière, il se trouve au-devant de l'ouverture endodermique ventrale.

Il importe de préciser maintenant la signification de celle-ci. La

disposition des organes dans la région ventrale postérieure est montrée sur une figure spéciale (fig. VI). En raison de la position horizontale du rais lumineux venant frapper l'animal renversé sur le flanc, la corde, flanquée des derniers myotomes, s'inscrit comme une tige rigide et obscure, amincie en arrière ; elle finit par un crochet recourbé qui passe très près de la paroi caudale postérieure. Le tube médullaire se trouve au-dessus d'elle, mais ne montre pas son contour. L'intérêt se concentre sur la face ventrale ; nous voyons, sur toute la longueur du renflement terminal, un sillon médian très net, qui est la trace de la séparation primitive des bourrelets caudaux et qui signale leur réunion récente. L'intestin caudal est donc fermé par dessous ; mais il s'ouvre, en avant des

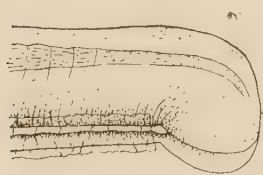


FIG. VI. Embryon N° III (Anatomie du stade G) déjà représenté figures III, IV, V. Aspect latéro-ventral gauche de l'extrémité postérieure, débarrassée des granules vitellins.

renflements caudaux, dans le prolongement de la rainure médiane qui les sépare, et le raphé qui provient de leur jonction forme même une petite languette saillante au bord postérieur de l'ouverture. Ce foisonnement cellulaire médian n'est que la partie la plus antérieure de la cloison du canal neurentérique, résultat de la suture des masses caudales (O. HERTWIG 1906, p. 796, fig. 374-379). L'orifice endodermique se trouve-t-il à l'endroit où l'anus futur se formera ? Certainement non ; j'en donnerai la preuve aux stades suivants. Il n'est définitivement circonscrit que sur les parties postérieure et latérales ; en avant, les parois du corps laissent entre elles une *fente médio-ventrale* qui se prolonge, d'un calibre presque égal au diamètre de l'orifice terminal, jusqu'au péricarde. C'est en débarrassant toute la surface inférieure du pédicule de ses grains vitellins (fig. VI) qu'on découvre cet hiatus de la cavité splanchnique ; cependant l'ablation du vitellus laisse adhérente au bord de la fente une membrane transparente qui obture la cavité en passant d'une paroi à l'autre ; il s'agit probablement de la membrane endodermo-vitelline, que l'on reconnaît déjà présente sur les coupes au stade de la gastrula (1917 c). Elle est réduite à un mince feuillet transparent sous la fente ; mais, sur les parties latérales, elle est renforcée par les feuillets blastodermiques qui tombent des flancs de l'embryon sur le jaune et qui la doublent déjà, en cet endroit, depuis le stade C. En arrière, cette membrane s'arrête à l'orifice de l'intestin caudal et, se réfléchissant sur le jaune, où elle se continue avec la membrane vitelline, laisse libre l'ouverture de la cavité

digestive abdominale. Quelle est la signification de cet orifice ? Elle peut être déduite des caractères anatomiques signalés, et spécialement de la persistance, à la partie antérieure de l'orifice, du plancher endodermovitellin, *comme au temps du blastopore*. Il semble donc légitime de le considérer comme une continuation de celui-ci. On ne peut, en tout cas, le désigner comme l'anūs, ou du moins comme l'orifice extérieur du cloaque, dont la formation est beaucoup plus tardive. En suivant son évolution, nous verrons qu'il disparaît au stade H ; *la cavité endodermique ou digestive devient alors absolument close avant que la papille anale, qui marque la place de l'anūs et de l'orifice cloacal futur, soit formée*.

En avant, la membrane endodermovitelline passe transversalement au-dessous de la région cardiaque et, dans la manœuvre d'ablation des couches vitellines au-dessous d'elle, on ne remarque aucune adhérence spéciale pouvant faire croire au début d'une formation cardiovasculaire. Les feuillets blastodermiques se réfléchissent sur la boule vitelline au devant du cœur, comme sur les parties latérales. Ainsi que nous l'avons vu, cette réflexion n'existe pas encore en arrière. La figure 106 de H. E. ZIEGLER (1902) qui représente une section transversale du stade H de *Torpedo*, passant immédiatement derrière le pédicule, signale le manque de réunion des feuillets à ce niveau. Il est infiniment probable que la descente des feuillets blastodermiques sur le vitellus, derrière le pédicule, marque l'instant où le blastopore est définitivement fermé.

La queue, en l'absence de la papille anale, n'est pas encore constituée ; le centre formateur d'où elle tirera son origine se trouve dans le bourgeon terminal. Celui-ci, situé en arrière de l'orifice blastoporique, est de forme convexe dans ses parties dorsale et postérieure, concave et bifide à sa région ventrale ; sa largeur est un peu plus grande que celle du tronc. En transparence, il se montre très obscur dans la région postérieure (fig. IV) ; il y est même si dense qu'on ne peut, avec l'éclairage le plus vif, apercevoir aucune trace du canal neurentérique et de ses communications.

4° Les caractères des embryons vivants, à l'apparition du mouvement.

Les figures VII à XIII montrent l'aspect des embryons dont l'observation physiologique est exposée plus loin. J'ai cherché à établir, pour ces embryons, une concordance étroite entre les caractères habituels qu'ils présentent en vue dorsale et ceux qui se trouvent sur les faces

latérales ; la comparaison des figures VIII, X, XII, XIII, avec la figure de l'embryon N° III est, à ce point de vue, fort instructive. Chez les embryons vivants, les trois vésicules cérébrales, dites primitives, ne sont pas encore distinctes ; on aperçoit cependant la frontière entre le prosencéphale et le mésencéphale mieux que sur l'embryon III ; la première vésicule constitue toujours la saillie antérieure de la tête. Quant à la limite entre le mésencéphale et le rhombencéphale, elle n'est pas tracée ; le pli dorsal qui signalera plus tard leur séparation n'est pas visible, la fissure rhombo-mésencéphalique n'est pas formée. Le mésencéphale reste large et déborde latéralement la base des vésicules oculaires, dont la saillie s'accuse. En arrière de lui, le neuromère du trijumeau n'est pas délimité et l'on n'aperçoit encore, en avant du renflement facial, le premier en date, facile à repérer grâce à la présence des plaques auditives sur ses parties latérales, que le neuromère intermédiaire sans racine nerveuse dorsale. Plus loin, la région de la IX^e paire fusiforme, se continue avec le tube médullaire plus étroit.

Les bords dorsaux des placodes auditifs débordent légèrement en arrière le fond des échancrures séparant les neuromères du facial et du glosso-pharyngien ; *ils ont donc reculé*. De plus, leur orientation s'est modifiée ; au lieu de se montrer concaves en dedans, ils sont devenus *rectilignes* (fig. VIII, XII) ; même, parfois, leur extrémité postérieure, passant dans la rainure située entre les neuromères des VII^e et IX^e paires, *se tourne en dehors* (fig. VIII et XIII).

Si l'on suit, sur le vivant, l'évolution des neuromères rhombencéphaliques, le premier formé est celui du facial ; c'est à partir de lui que la différenciation des autres s'effectue, soit en avant soit en arrière, mais plus rapidement dans la première direction que dans la seconde.

Les caractères de la face dorsale indiquent que l'embryon mobile est un peu plus avancé que le N° III fixé (fig. III-VI). Le stade H, caractérisé par la présence de deux fentes branchiales, est tout près de la période que nous étudions ; à la température élevée de 18°, il n'en est même éloigné que de quelques heures. Comme nous le verrons plus loin (fig. XVII), les caractères de la face dorsale changent rapidement et l'embryon possède bientôt trois vésicules cérébrales distinctes.

La phase d'apparition du mouvement est très fugitive ; cependant il est facile de prévoir sa venue par la succession des caractères de la face dorsale que nous avons exposée. Il est bien évident qu'il existe entre les embryons des variations chronologiques légères ; peut-être même

sont-elles augmentées par les circonstances d'un élevage artificiel et d'un examen réitéré. Toutefois, malgré la proximité du stade H, nous n'avons pas vu la naissance du mouvement reculer jusqu'à lui.

5° *Comparaison avec les types classiques du stade G.*

Les deux formes les plus connues sont des embryons de *Torpedo*.

1° Celui de Fr. M. BALFOUR (1874 et 1876-78, pl. 3 et 8) possède dix-sept protovertèbres ; dans les deux mémoires publiés successivement, il s'agit bien du même embryon figuré, vu en transparence, par la face latérale gauche. Il est moins avancé que nos embryons II et III, mais nettement plus âgé que l'embryon I, sur lequel cependant nous avons compté déjà dix-sept protovertèbres. Une seule fente branchiale est dessinée ; le cristallin n'est pas apparu ; le cœur n'est pas figuré. Les extrémités céphalique et caudale sont beaucoup plus courbées vers le bas que chez l'embryon III (fig. v) ; elles descendent très au-dessous de l'attache au vitellus et déjà le pédicule est figuré comme une région définie qui montre une certaine hauteur verticale. Ces différences tiennent à ce que les précautions pour une fixation sur place n'ont pas été employées par BALFOUR. Aucune différenciation d'ombre et de lumière n'est faite dans le corps en dehors de l'œil, de la chorde, des myotomes et de la première fente branchiale. La queue est du double plus longue que chez l'embryon III (fig. v), mais ceci paraît une question d'espèce, car chez l'embryon figuré par BALFOUR, au stade H, et qui est un *Pristiurus*, la longueur de la queue est à peine plus grande qu'au stade précédent. Les « lobes caudaux » sont encore visibles sur la face dorsale, séparés par un large sillon, tandis qu'au contraire celui-ci est déjà fermé chez nos embryons de *Scylliorhinus*.

2° L'embryon de H.-E. ZIEGLER et F. ZIEGLER (1892, pl. IV, fig. 22) a 3 mm. de long. Il possède 20 segments primitifs, comme notre embryon III ; il montre aussi la première fente branchiale et l'indication de la seconde ; par ce caractère on peut juger qu'il se trouve, comme celui-ci, tout à fait à la fin du stade G. Les bourgeons latéraux de la queue sont soudés, sauf à la partie ventrale où l'intestin reste ouvert. La fissure neuroporique est perméable, à la partie ventrale du cerveau. Ces détails sont donnés dans le texte. La figure 22 est bien insuffisante ; ce n'est qu'une silhouette sans détail et sans intérêt ; la forme du pédicule est certainement inexacte ; il est trop haut et insuffisamment étalé. Il n'est pas fait mention des plaques auditives.

II. Observation du mouvement

N° 1, Embryon S III (fig. VII) (p. 266) ; N° 2, Embryon I² (fig. VIII) (p. 267) ; N° 3, Embryon I³ (fig. IX) (p. 268) ; N° 4, Embryon II' (p. 269) ; N° 5, Embryon A (p. 270) ; N° 6, Embryon e (fig. X) (p. 271) ; N° 7, Embryon d (p. 272) ; N° 8, Embryon f (p. 272) ; N° 9, Embryon V⁴² (p. 273) ; N° 10, Embryon SBa¹. Le cycle des combinaisons motrices. Tableaux de marche des contractions (p. 273) ; N° 11, Embryon SBa² (p. 282) ; N° 12, Embryon SBa³ (p. 283).

N° 1. EMBRYON S III (fig. VII, 18 juin 1908) ; œuf intact, température 16°-18° C.

Au moment où on aperçoit le mouvement pour la première fois il



FIG. VII. Embryon vivant S III (N° 1, Physiologie du stade G). Aspect général et diagramme de la contraction gauche, 2 heures après l'apparition du mouvement, à 18° C.

est déjà bilatéral et rythmé ; il peut dater de deux heures environ. La tête se porte à droite et à gauche sur le mode suivant : contraction du côté gauche, retour élastique à la ligne médiane ; contraction droite, retour élastique, pause. Parfois les deux contractions se suivent, parfois la première contraction est inverse, gauche-droite ; il survient exceptionnellement avant la pause une troisième contraction ; la cause de ce trouble n'a pas été notée.

La pause est plus longue quand les deux contractions se succèdent rapidement ; mais si le rythme s'égalise, c'est-à-dire si les contractions sont, dans le temps, également distantes l'une de l'autre, chacune des deux pauses, après chaque mouvement, dure moins longtemps que la pause unique. On compte souvent 10 à 20 balancements réguliers ayant une cadence inégale.

La valeur du déplacement est d'environ 15°. Le mouvement est dû à la contraction des myotomes du versant postérieur de la tête ; le fond de l'incurvation se produit juste au bas du versant (fig. VII). A une inspection dorsale, la tête portée de côté n'est pas raccordée au tronc par un angle net, mais par une courbe de petit rayon, placée au fond de l'ensellure dorsale ; sa convexité se porte au delà de la ligne médiane du côté opposé à la contraction (Voir le diagramme de la figure VII). Le raccord de cette courbe avec le reste du tronc, immobile et médian, se fait, au tiers moyen du corps, par une courbe inverse de compensation que l'attache serrée du pédicule rétrécit, tandis que la tête, libre, suit la direction de la partie antérieure de la courbe. Quand la tête se déplace d'un côté, à gauche par exemple, l'extrémité céphalique ne fait pas que

se porter latéralement, elle *incline, en même temps, à gauche, sa région dorsale*, de sorte qu'à la fin de la contraction toute la face latérale gauche est cachée, tandis que la droite devient plus apparente. Il semble que le prosencéphale frotte légèrement sur le vitellus. Le cœur est distinctement visible si l'on renverse complètement l'animal sur le côté, en tournant la coque ; il ne bat pas.

L'embryon fut fixé au formol à 10 p. 100, plus tard, au stade H, douze heures après la première observation du mouvement, c'est-à-dire quatorze heures environ après son début. Dessiné figures XVI, XVII, XVIII, il nous servira de type pour la description du stade H.

N° 2. EMBRYON I² (fig. VIII, 11 juin 1917). Œuf intact, température 17°.

A 10 heures. L'embryon, remarquablement droit, est immobile ; à 11 heures, il bouge ; sa première contraction est *unilatérale gauche* et se renouvelle rythmiquement sur le mode suivant : 1^{er} temps, contraction ; 2^e temps, retour ; 3^e et 4^e temps, pause. Le fond de la courbure se trouve en arrière de la région péricardique, au niveau de la zone pédiculaire antérieure.

A 11 h. 5'. On aperçoit que le retour de gauche à la ligne médiane se fait en deux étapes séparées par un léger arrêt. Le bout de la tête touche le vitellus et c'est le contact avec celui-ci qui empêche le retour élastique en un temps ; la seconde étape est mise sur le compte de la contraction droite à son début.

A 11 h. 10', celle-ci s'accroît ; à 11 h. 15, dans le mouvement droit, la tête dépasse d'emblée et nettement la ligne médiane ; dès lors le balancement s'établit de façon bilatérale et s'exécute d'une manière assez régulière, avec une pause légère entre chaque mouvement.

A 11 h. 30'. On compte en tout 23 métamères (fig. VIII) ; les premiers sont assez visibles derrière l'oreille ; le fond de la courbure se place entre le 5^e et le 6^e métamère, intervalle qui correspond au bas de la région cervicale. Le 6^e métamère est placé, derrière le bord antérieur de l'attache vitelline, en un endroit du tronc qui, vu de haut, se montre un peu rétréci, peut-être en raison des coutures latérales qu'il supporte (Voir fig. VIII). Certainement les cinq myotomes antérieurs se contractent. Les segments



FIG. VIII. Embryon vivant I² (N° 2, Physiologie du stade G) vu à travers la coque au moment de l'apparition du mouvement.

6^e et 7^e se resserrent aussi, mais moins fortement. Les métamères les plus nets sont, dans l'ordre de leur visibilité, les 6^e, 7^e, 8^e, puis les 5^e, 4^e, 3^e, 2^e ; le premier est deviné plutôt que vu.

A 11 h. 45'. Les mouvements deviennent plus variables, par phases ; ce sont tantôt deux mouvements opposés se succédant rapidement en deux temps, suivis d'un repos de quatre temps, c'est-à-dire double de la durée totale des contractions ; ou bien, pour un intervalle compté six temps, un déplacement bilatéral et très régulier s'inscrit : contraction gauche, 1^{er} temps ; retour, 2^e t. ; pause, 3^e t. ; contraction droite, 4^e t. ; retour, 5^e t. ; pause, 6^e t. ; ou encore il s'établit des alternatives rapidement changeantes entre ces deux modes de mouvement.

N° 3. EMBRYON I³ (fig. IX, 11 juin 1917). Œuf intact, température 17°.

A 9 heures. Il présente des mouvements d'un seul côté, le gauche, avec retour passif à la ligne médiane ; l'embryon est légèrement incliné sur le côté droit et peut-être y a-t-il, de ce côté, impossibilité mécanique de la contraction qui est incapable de vaincre à son début l'obstacle d'un léger appui vitellin. Le rythme de l'unique contraction gauche présente une très grande régularité ; la pause dure toujours deux fois autant que le mouvement, aller et retour compris, ce qui fait un total de six temps pour la révolution complète. La partie du corps située en arrière du bord antérieur de l'attache vitelline ne bouge pas.

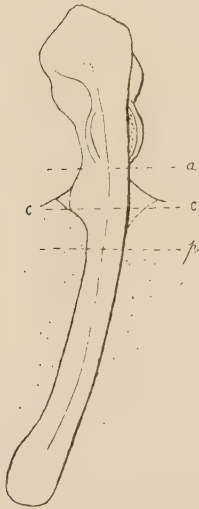


FIG. IX. Embryon vivant I³ (N° 3, Physiologie du stade G) vu à travers la coque ; c...c, lieu du fond de la courbe au maximum de flexion ; a, p, limites antérieure et postérieure de la contraction.

A 10 h. 30'. Les déplacements sont devenus bilatéraux. Ils se font, la plupart du temps, sur le mode irrégulier d'une rapide succession de deux déplacements opposés, suivie d'une pause plus longue ; mais celle-ci n'arrive jamais au double de la durée des deux contractions.

La figure IX montre la silhouette de l'embryon, qui s'est redressé presque complètement. La courbe de contraction est devenue pareille à celle du N° 1 (fig. VII) ; le fond se trouve au bas de la rampe cervicale, en arrière du bord antérieur du pédicule, au niveau de la ligne c-c, sur le dessin ; les deux traits antérieur et postérieur marquent les limites de la zone contractée.

Après une observation persistante à la lumière artificielle, l'eau de

mer s'échauffe à 21° ; les mouvements se précipitent et deviennent comme affolés. Quand la chaleur extérieure atteint 23°, les mouvements cessent ; l'œuf est alors reporté dans de l'eau fraîche à 15° ; mais il y reste encore trois minutes avant de reprendre ses mouvements.

N° 4. EMBRYON II¹ (11 juin 1917). Œuf intact, température 16°.

Les premiers déplacements observés se localisent étroitement à la région myotomique, siège de la contraction ; la fixation de l'extrémité céphalique dans une encoche vitelline en est la cause. La tête, jusqu'à la région du facial, ne présente en effet aucun déplacement. Le tronc est, d'autre part, maintenu, par les parois abdominales, étroitement appliqué contre le vitellus. La contraction a lieu pour ainsi dire sur place. Le déplacement très réduit permet un examen plus approfondi du territoire fonctionnel. Les segments musculaires sont très reconnaissables ; ils ont une teinte blanchâtre et sont encadrés de lignes larges et foncées ; le premier après l'oreille est cependant peu distinct ; et c'est l'espace suffisant à loger un myotome, plutôt qu'un myotome observé réellement, qui est compté comme premier segment.

Les contractions sont bilatérales et s'effectuent sur un rythme variable comme chez l'embryon N° 2 (I²), une heure après leur apparition. La courbure très restreinte qu'elles déterminent comprend le fond de la courbe habituelle, sans le prolongement céphalique de sa partie antérieure. Le tracé de cette courbe ressemble à celui du déplacement observé plus loin et figuré chez l'embryon *e* (N° 6), fig. XI. Comme chez celui-ci, la tête, rigide en avant, commence à se dévier légèrement au niveau du neuromère sans racine dorsale, intermédiaire au trijumeau et au facial ; cet endroit, placé au-dessus de la première poche branchiale, est *un lieu de moindre résistance à la flexion*. Le sommet de la déviation se trouve au niveau de l'intervalle séparant les 4^e et 5^e myotomes et placé au bas de la rampe cervicale. La contraction des premiers métamères, 4^e, 3^e, 2^e, est indubitable ; de plus, grâce à l'absence de déviation latérale de la tête, le *cheminement de la contraction devient déjà visible* ; on voit onduler la région métotique dans le sens cranio-caudal et l'onde se poursuit jusqu'au 8^e métamère. Les territoires myotomiques 5, 6, 7, forment la partie postérieure de la courbe.

Cette observation, jointe à celle du N° 6, semble démontrer que d'une façon précoce la contractilité s'étend jusqu'au 8^e myotome. Il se pro-

duirait donc une mise en activité très rapide de tous les myotomes métotiques ; l'initiative viendrait cependant de la partie antérieure.

N° 5. EMBRYON A (21 juin 1914). Coque ouverte, température 17°5 C.

9 heures. Vu de dos, le tronc est bien rectiligne, mais l'extrémité céphalique est tournée en haut et vers la gauche, tandis que le reste de la tête, convexe à droite, s'incline vers le vitellus. Il présente, d'abord, une suite de contractions *unilatérales droites*, déterminant une déviation de la tête à 10° environ de la ligne médiane. On assiste à une quarantaine de mouvements, dont l'aller et le retour prennent environ une demi-seconde, et qui sont espacés les uns des autres par un intervalle de repos qui dure trois fois autant que la phase de déplacement. A la fin, la tête, toujours entraînée vers la droite, paraît, dans le relâchement, un peu tordue de ce côté et ne revient plus exactement au plan médian. Il est bien probable que la tête frôle le vitellus et que le retour passif seul en est gêné ; il se pourrait aussi cependant que ce fût le premier effet d'une courbure passive, déterminée par la persistance de la même contraction latérale. La déviation du déplacement, avec retour incomplet, s'accroît jusqu'à former un angle de 15 à 20°.

Après deux minutes seulement de ce régime, on voit survenir, par intermède d'abord, puis d'une façon de plus en plus régulière, la contraction gauche ; faible au début, elle ne parvient d'abord qu'à redresser la tête, elle la transporte ensuite à quelques degrés au delà de la ligne médiane. Au bout d'une heure, à 10 heures, le mouvement a acquis définitivement le caractère bilatéral.

Les deux contractions montrent encore, à 11 heures, un effet inégal ; le mouvement gauche, le plus tardif, est aussi le plus faible. A ce moment, chacune des contractions, aller et retour, dure une demi-seconde environ ; la pause varie de longueur suivant qu'elle succède à un ensemble de deux contractions subintrantes, ou à chacune d'elles survenue isolément ; dans ce dernier cas, elle dure environ le même temps que le mouvement, et dans le premier, un peu moins que le temps des deux mouvements latéraux consécutifs. Le rythme est de 8 temps qui durent deux secondes, comme au début.

Tandis que, chez les embryons N° 2 et N° 3, on pouvait incriminer jusqu'à un certain point la résistance du vitellus à l'un des mouvements pour expliquer son absence, la même raison ne peut valoir ici, puisque le mouvement unilatéral est apparu justement du côté

qui s'inclinait vers le vitellus et n'est venu que secondairement du côté libre.

Une autre remarque est faite pour la première fois chez cet embryon : il semble se produire, après une série de combinaisons bilatérales diverses, des « *pauses prolongées* » ; à leur suite le premier mouvement oscillatoire du mouvement bilatéral change de sens. Il s'agit, comme il a été reconnu plus tard (N° 10), non d'une pause, mais d'une immobilisation causée par la rencontre des mouvements opposés.

N° 6. EMBRYON *e* (fig. x-xi, 28 juillet 1917). Œuf intact, température 18° C.

Les premiers myotomes se contractent de chaque côté ; on les aperçoit tels qu'ils sont dessinés, c'est-à-dire d'une façon très nette. C'est sur le 4^e myotome que se trouve le fond de la courbe ; celle-ci est spéciale et ressemble à celle de l'embryon II² ; son aspect résulte de la même cause : la fixation de la tête par le contact de son extrémité avec le plancher vitellin. On a tracé le diagramme des courbes latérales du mouvement D et du mouvement G (fig. xi). La ligne médiane, L M, donne l'orientation axiale au repos ; sur elle, est inscrite la place des origines nerveuses ganglionnaires des V^e, VII^e, IX^e nerfs et, par un pointillé, les limites des segments musculaires.

Des flèches marquent le siège du maximum des courbes. On voit ainsi que

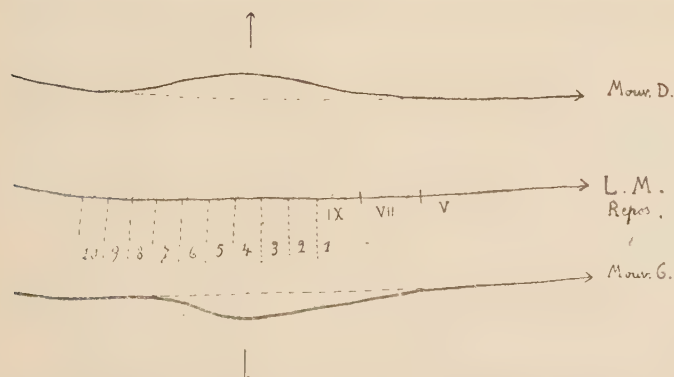


FIG. XI. Embryon vivant *e* (N° 6, Physiologie du stade G). Diagramme des mouvements D et G dans un cas où l'extrémité céphalique reste immobilisée par son contact avec le vitellus. Les lignes représentent la crête dorsale, au repos (L.M.) ou en contraction. On a figuré sur la ligne de repos les paires crâniennes ébauchées et les premiers myotomes ; les flèches montrent le fond des courbes de flexion.



FIG. X. Embryon vivant *e* (N° 6, Physiologie du stade G). Région dorsale antérieure vue à travers l'enveloppe.

le fond de celles-ci se trouve au niveau du 4^e myotome ; de là, la ligne antérieure rejoint l'axe normal de repos (figurée par un pointillé) vers le renflement de la V^e paire. La partie antérieure de la courbe est longue, rigide et

presque rectiligne ; la région où elle se raccorde à la ligne axiale, entre les V^e et VII^e paires, constitue, comme nous l'avons déjà vu pour le N° 4, un territoire flexible qui correspond à la première fente branchiale et au neuromère sans racine dorsale. La partie postérieure de la courbe, de plus court rayon, rejoint l'axe vers le 7^e ou le 8^e myotome. La déviation n'est pas seulement latérale ; le creusement du côté contracté, marqué sur la figure, s'accompagne encore, comme toujours (voir fig. VII), d'une inclinaison de la crête dorsale vers le bas, dirigée du même côté que la flexion. Le rythme le plus habituel se fait sur quatre temps ; l'allure ordinaire est celle d'une succession rapide et boiteuse des deux mouvements, qui occupent les deux premiers temps, suivis, au 3^e temps, du retour passif de la dernière contraction et, au 4^e temps, d'une pause.

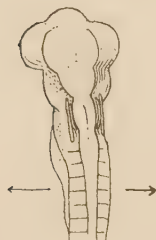


FIG. XII. Embryon vivant *d* (N° 1, Anatomie ; N° 7, Physiologie du stade G), déjà figuré (fig. I), 22 heures avant le mouvement, à 18°C. Région dorsale de la tête, vue à travers l'enveloppe ; les flèches indiquent le fond de la courbe de flexion au niveau du 4^e myotome visible.

N° 7. EMBRYON *d* (fig. XII, 27 juillet 1917). Œuf intact, température 18° C.

Cet embryon nous a servi à définir le début anatomique du stade G (fig. I), vingt-deux heures auparavant. Il est très droit et ressemble beaucoup au précédent, à la fois pour les caractères morphologiques et pour les mouvements. En effet, la tête gênée dans son transport latéral par le vitellus, s'incline seulement à droite et à gauche. Cependant, *malgré l'obstacle vitellin, c'est le balancement régulier qui domine* ; il se fait sur le mode : 1^{er} temps, mouvement gauche ; 2^e t., retour ; 3^e t., mouvement droit ; 4^e t., retour. Il fait place de temps en temps au mode irrégulier de la succession boiteuse, qui est plutôt l'apanage de l'embryon *e*. L'angle de coudure est au niveau du 4^e métamère post-auriculaire ; mais les premiers métamères se contractent.

N° 8. EMBRYON *f* (fig. XIII, 27 juillet 1917). Œuf intact, température 18° C.

L'animal, couché sur le côté droit, se présente en bonne position pour l'examen direct, à fort grossissement, des segments fonctionnels du côté gauche. Sans aucun doute, les premiers muscles figurés derrière le placode auditif, se resserrent. La contraction la plus forte s'aperçoit sur le

myotome métotique n° 4, placé derrière le bord antérieur de l'attache vitelline, devant le bas de la rampe cervicale située plus loin entre le 5^e et le 6^e segment; le 7^e myotome est immobile. Malgré la position renversée, les contractions sont bilatérales. La contraction droite porte la tête dans le vitellus.

Je n'ai pas assisté au passage même de l'immobilité au mouvement, mais l'aspect général de l'embryon figuré, le nombre restreint de ses métamères, qui est de 22, l'élargissement caudal du tube médullaire, montrent qu'il est à la fin du stade G et au seuil au mouvement.

N° 9. EMBRYON V^t₂ (1^{er} août 1917). Œuf intact, température 18° C.

9 heures. Balancement bilatéral céphalique très faible (10° environ), sur un mode très régulier; on compte: 1^{er} temps, mouvement D; 2^e t., retour; 3^e t., pause; 4^e t., mouvement G; 5^e t., retour; 6^e t., pause. Parfois les 4^e, 5^e, 6^e temps sont des temps de repos, parce qu'il ne se produit qu'un seul mouvement latéral; cette unilatéralité du mouvement est tout à fait exceptionnelle; peut-être l'embryon a-t-il subi, précédemment et incidemment, une température trop élevée? En tout cas, la durée de la révolution unilatérale reste la même, que la contraction inverse existe ou non; elle est d'environ une seconde et demie.

N° 10. EMBRYON SBa¹ (6 décembre 1917). Œuf intact, temp. 12°.

Il est remarquablement rectiligne et bien placé au pôle dorsal du gâteau vitellin; la veille sans mouvement, il présente aujourd'hui à 9 heures, des mouvements si faibles qu'on peut les considérer comme représentant le tout premier début des contractions.

9 heures. Déviation unilatérale droite, à peine sensible de 2° à 3° seulement, régulièrement périodique, sur le rythme: 1, mouvement; 2, retour; 3 à 8, pause. La partie antérieure au pédicule vasculaire se

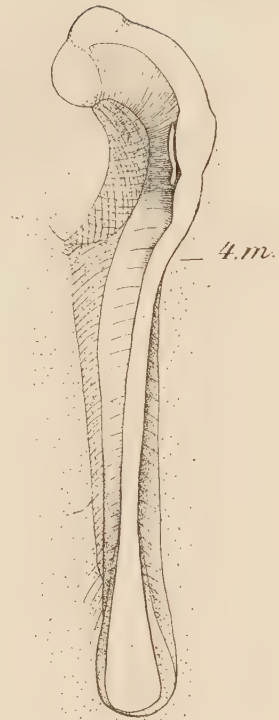


FIG. XIII. Embryon vivant f (N° 8, Physiologie du stade G) légèrement renversé du côté D, vu à travers la coque. Les sept premiers myotomes se contractent et le fond de la courbe est au niveau du 4^e.

déplace seule et le dos de la tête s'incline en même temps vers le bas à chaque contraction.

9 h. 15. On commence à apercevoir de temps en temps, pendant la pause du mouvement droit, un très léger remuement vers la gauche.

10 heures. Les mouvements bilatéraux sont établis. On inscrit séparément les mouvements de chaque côté :

1^o à droite : 1^{er} temps, abduction ; 2^e temps, retour ; 3^e, 4^e, 5^e, 6^e, 7^e, 8^e temps, pause ; 1^{er} temps, abduction, etc.

Quoiqu'il arrive à gauche, toujours le mouvement droit reprend sur ce rythme.

2^o à gauche : le rythme est à peu près le même ; cependant on constate nettement, au métronome, que *la déviation se renouvelle un peu plus tôt qu'à droite*. La différence entre les durées des deux révolutions est minime ; elle n'est que d'une fraction de temps ; mais elle suffit à expliquer la succession des diverses combinaisons motrices, qui semblait jusqu'ici fantaisiste et compliquée. Cette succession peut être ramenée, si la différence chronologique entre les rythmes est constante, à un cycle d'attitudes définies, dont chacune se reproduit à son tour, à échéance fixe. On peut prédire d'avance les phénomènes, comme on prévoit les attitudes, de même sens ou d'éloignement, des balanciers de deux pendules dont le tic-tac n'est pas tout à fait synchrone.

LE CYCLE DES COMBINAISONS MOTRICES. EXPLICATIONS ET DÉFINITIONS DES ABRÉVIATIONS ET DES TERMES EMPLOYÉS. — Nous désignerons les contractions droite et gauche par les lettres D et G. Les mouvements opposés D et G s'exécutent à des intervalles différents l'un de l'autre ; cette distance, variable, provoque des combinaisons multiples de mouvements qui peuvent être ramenées à quatre principales ; ce sont : 1^o et 2^o, les mouvements boiteux D G et G D ; 3^o, le balancement égal ; 4^o, la conjonction.

1^{re} et 2^e attitudes. Nous voyons par exemple le mouvement G commencer, suivi aussitôt de D, puis d'une pause ; il s'agit d'un *clopinement*, d'une *boiterie*, d'une *claudication*. Ces termes seront employés indistinctement pour désigner la succession rapide de deux contractions, quelle que soit celle qui débute. La formule qui la signalera sera composée des lettres G et D ou D et G, rapprochées en couples, sans intermédiaire entre elles : *GD, DG*.

3^e attitude. A la forme claudicante du double mouvement peut

faire suite un redressement de la boiterie, quand la seconde contraction s'éloigne de la première d'une façon progressive ; mais elle se rapproche en même temps de plus en plus de la contraction opposée suivante ; par exemple, si nous avons remarqué un $G D$, D en s'éloignant de G , vient plus près du prochain renouvellement de celui-ci. Il en résulte qu'à un moment donné, D se trouve à égalité d'intervalle entre les deux G , celui qui précède et celui qui suit. Nous sommes en période d'égalisation et nous traduisons ce *balancement égal* par la formule G et D , ou D et G , suivant qu'il succède à une boiterie $G D$ ou $D G$.

L'égalisation renouvelée ne se fait pas qu'entre deux termes, mais entre tous les termes qui se succèdent dans la même série, de sorte que la formule doit être comprise comme signifiant D et G et D et G , etc. Cependant, si l'une des contractions retarde régulièrement, bien que de très peu sur l'autre, si par exemple D retarde sur G , comme chez notre embryon $S Ba^1$, l'égalisation se transforme progressivement en une boiterie dont le sens est inverse de celui de la boiterie précédente et qui s'inscrit $D G$ au lieu de $G D$. Le mouvement D prend alors les devants malgré son retard continu, ou plutôt en raison même de ce retard ; il s'éloigne en effet du mouvement G avec lequel il était primitivement associé, et il trouve, en retardant, une répétition de G au-devant de laquelle il s'installe à une distance d'elle de plus en plus rapprochée. Cependant, en retardant toujours, il laisse encore passer devant lui la contraction G plus rapide, et ce passage provoque la 4^e attitude.

4^e attitude. Au milieu de l'étape qui mène D de $D G$ à $G D$, existe une phase intermédiaire constituée par la *rencontre des deux contractions* ou leur *conjonction*. C'est bien l'un des phénomènes les plus curieux et les plus féconds en enseignement de l'automatisme locomoteur des Sélaciens. Nous le représenterons par la formule $G-D$ ou $D-G$, dans laquelle chacune des lettres est liée à l'autre par un trait d'union. La conjonction s'établit progressivement ; elle est d'abord partielle puis complète ; elle cesse par le déliement progressif des contractions opposées. Les moments des deux fonctionnements se rapprochent, se confondent et s'éloignent. Si l'on inscrit schématiquement sur une seule ligne chacune des contractions, par un trait dont la longueur est appropriée à sa durée, on voit les traits des contractions D et G , d'abord séparés, se joindre, se mêler ; leur partie commune grandit, arrive à un maximum et diminue ensuite jusqu'à la séparation définitive. La comparaison des positions relatives de ces traits avec les positions respectives de deux astres qui passent en con-

jonction vient naturellement à l'esprit. Mais *dans l'automatisme*, il n'y a pas seulement passage en conjonction ; il existe une *véritable opposition des forces musculaires en présence*.

Quand l'allure régulière des révolutions laisse persister, avec constance, une même différence d'intervalle entre le renouvellement des contractions, il devient possible d'établir un sens déterminé à la succession des attitudes ; nous pouvons alors ajouter aux formules d'abréviation adoptées précédemment, D, G, un indice, un chiffre, 1, 2, 3, 4,... qui signale le nombre des répétitions pour chaque combinaison. Naturellement, une combinaison n'a pas la même allure à chacun de ses renouvellements. Pendant la période de transition avec les combinaisons voisines, elle participe de l'attitude de celles-ci et c'est au milieu de sa durée qu'elle est le plus pure ; les chiffres, qui indiquent le temps de son évolution, deviennent ainsi un élément de précision surajoutée.

Dans l'exposé des quatre combinaisons principales des mouvements D et G, nous avons admis la circonstance, la plus simple, d'une différence légère et continue dans la durée des deux révolutions latérales. L'observation de S Ba¹, une heure et demie après que nous avons perçu le premier mouvement, nous donne un exemple concret d'une succession de mouvements réglés par cette circonstance :

10 heures 1/2. La suite des formules suivantes fut inscrite pendant une observation ; à ce moment, la déviation céphalique latérale avait légèrement augmenté de chaque côté et l'angle que faisait la tête avec la ligne médiane était passé de 3 à 5 degrés.

DG ³	DG ⁴	DG ³
<u>D-G²</u>	<u>D-G⁴</u>	<u>D-G²</u>
GD ³	GD ⁴	
G et D ³	G et D ⁵	

Nous notons dans cette série (lire les colonnes de gauche à droite) :

1° que la succession n'est pas fantaisiste comme il pouvait sembler au premier abord. Elle n'est pas livrée au hasard d'une impulsion intérieure impossible à déterminer, mais elle suit un ordre défini ;

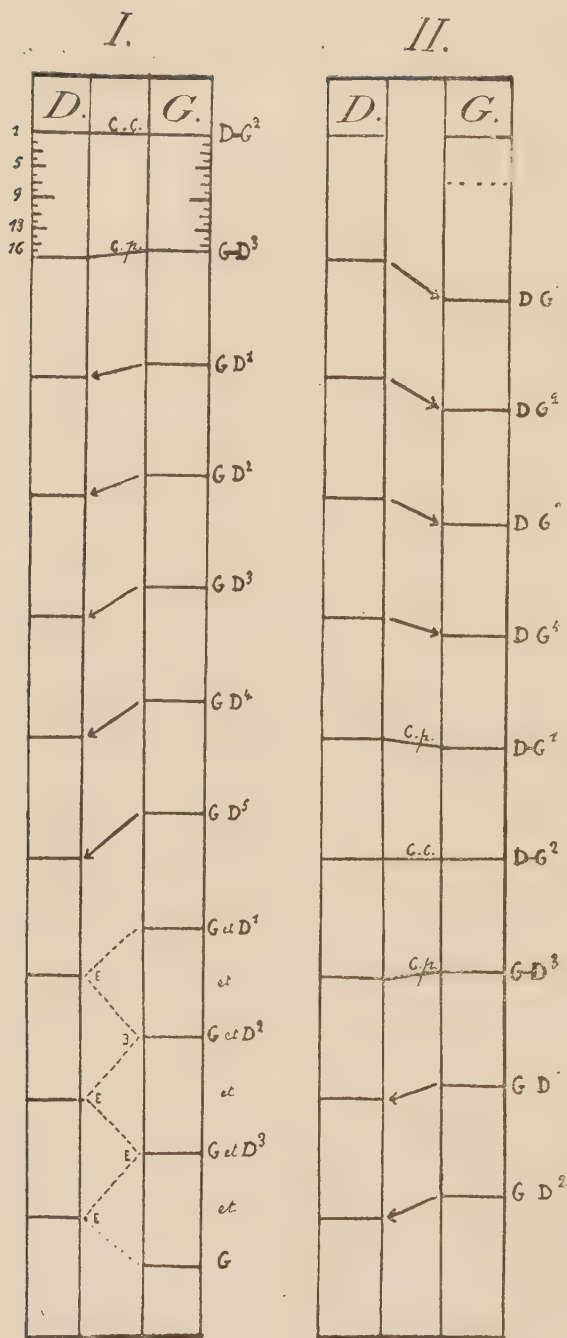
2° qu'elle se présente telle qu'on pouvait la prévoir, après avoir constaté que D retardait légèrement sur G ; elle est la même que dans l'exposé théorique où nous avons supposé la même variation ; ainsi, à une con-

jonction D-G fait toujours suite une boiterie G D, suivie elle-même d'une phase d'égalisation, après laquelle s'installe la boiterie inverse DG.

Ces combinaisons n'ont pas toutes le même nombre et l'on pourrait croire qu'elles n'ont pas la même durée. Celle qui semble persister le plus longtemps est le balancement égal ; la plus courte est la conjonction ; mais ces différences ne tiennent pas à un stationnement plus long ou à un passage plus rapide des attitudes en cause, elles reflètent seulement l'impression que l'observateur reçoit des événements. Dans l'enregistrement extemporané par l'écriture, il n'y a pas qu'une inscription à prendre, il a aussi la description du phénomène à donner et, dans l'obligation d'inscrire les observations à temps, la décision peut n'être pas toujours exacte. Cependant l'imprécision du nombre des attitudes n'enlève rien à l'ordre de leur succession et celui-ci est le fait important. D'autre part, les différences de numération s'expliquent par la difficulté de trouver, dans la limitation de chaque étape, des points de repère d'égale valeur ; ainsi il est facile de mesurer nettement l'instant de la conjonction parfaite par l'immobilisation qui en est la conséquence ; mais, quand une conjonction partielle se produit, on est entraîné par la moindre flexion latérale à gauche ou à droite, à l'inscrire comme mouvement boiteux. Bien plus, à l'opposé de la conjonction, l'appréciation exacte de l'intervalle égal entre les contractions est parfois difficile ; on a tendance à accepter entre deux boiteries comme balancement égal, des égalisations approchées et c'est probablement pour cette raison que le nombre inscrit des égalisations dépasse souvent celui des autres attitudes. Les chiffres indiqués n'ont donc qu'une valeur approximative ; ils notent seulement l'évolution générale du mouvement, et permettent de contrôler la durée relative, parfois variable, des révolutions opposées.

TABLEAUX DE MARCHE DES CONTRACTIONS DU N° 10. — Deux tableaux ont été dressés pour fixer les idées sur la façon dont s'établissent les combinaisons motrices. Le cas particulier de SBa' nous a servi de type dans leur construction.

I. *Représentation linéaire des deux rythmes.* — Dans un premier tableau (fig. XIV) nous avons figuré deux colonnes parallèles D et G, sectionnées, à cause de leur longueur, en 2 parties I et II ; elles contiennent chacune, de haut en bas, sous forme de traits placés à des distances repérées, l'inscription des moments où se produisent les contractions de même



sens ; les contractions voyagent le long des colonnes avec la vitesse particulière de leur renouvellement. Nous les suivrons pas à pas.

La contraction D se renouvelle tous les huit temps ; la contraction G, dont la reproduction est un peu plus rapide, revient tous les sept temps et demi, c'est-à-dire un demi temps avant la D. Nous avons, en conséquence, divisé l'intervalle entre deux contractions D en 16 parties qui représentent des demi-temps, et posé les traits de la contraction G, dans sa colonne particulière, à une distance de 15 divisions seulement. Le départ des deux contractions se fait sur la même ligne, en haut de la double colonne I ; en effet, nous avons choisi, pour le début de l'observation, le moment où les mouvements se rencontrent en conjonction complète (cc). Au renouvellement suivant, la dénivellation des deux traits indique la répétition plus rapide de G et, théoriquement, nous aurions dû marquer tout de suite une clau-

FIG. XIV. Embryon S Ba¹ (N° 10, Physiologie du stade G). Représentation linéaire de la durée inégale des deux révolutions D et G sur une même colonne (II est la suite de I) pour démontrer la loi des combinaisons motrices. La révolution G est de 1/16 plus rapide que la D ; G-D, D-G, conjonction soit complète (c. c.) soit partielle (c. p.) ; GD, DG, claudication ; G et D, D et G, balancement égal (E).

dication G D ; mais comme nous l'avons déjà remarqué, les mouvements ne sont pas instantanés, les déplacements offrent une certaine durée, et, dans la réalité, si G commence très peu avant D, il n'est pas encore terminé quand ce dernier survient ; nous sommes donc en présence d'une conjonction partielle et non devant une boiterie ; c'est ce que nous avons voulu indiquer par la réunion des deux traits G et D, ainsi que par les lettres *cp*. A droite de la colonne nous avons marqué les formules d'impression visuelle adoptées précédemment pour l'enregistrement extemporané. Le premier D-G du haut (conjonction complète : cc) porte le n° 2 parce qu'il a été précédé, comme le montre la suite des combinaisons (voir colonne II), d'un D-G¹ de conjonction partielle : *cp*. La conjonction partielle qui suit et qui a le n° 3 change de premier terme puisque G précède maintenant D de 1/16 de révolution. Nous voyons ensuite, apprécié par des flèches de plus en plus obliques vers le bas, l'éloignement progressif des deux contractions, dont les combinaisons sont renouvelées cinq fois en boiterie G D. Peu à peu, l'égalisation des distances se produit entre les mouvements ; elle n'est parfaite qu'à G et D², mais nous avons, en raison de la durée particulière de chaque mouvement, comme pour la conjonction, marqué, en deçà et au delà du balancement absolument égal, une égalisation approchée. Par sa définition même, l'égalisation, tant qu'elle dure, existe non seulement entre G et D, mais encore entre ce dernier et le G suivant, c'est-à-dire entre tous les termes de la série. Sur le vif, et par le fait qu'on sort d'une boiterie, on a tendance à ne considérer dans le balancement égal que les contractions déjà associées ; cette façon de désigner le mouvement est fautive, mais elle a l'avantage de faire mieux ressortir le changement du premier terme lors du prochain mouvement boiteux. Les contractions G et D, effectuées à égale distance, ont été réunies sur le tableau, entre leurs colonnes spéciales, par une ligne de traits espacés. *Nous constatons que le dernier G reste isolé* ; en effet, lorsque l'association d'égalisation G et D se termine, le recul permanent de D le rapproche assez près de la contraction G suivante pour qu'il se lie avec elle en un mouvement claudicant D G inverse de celui qui précédait l'égalisation et, dans ce changement d'allure, la contraction G de la combinaison précédente est abandonnée. Pendant l'examen sur le vivant, l'attention est particulièrement attirée par la nouvelle combinaison où D devient le premier terme, et les événements se passent trop vite pour qu'on prenne le soin de considérer que, dans la succession des

doubles mouvements, la reprise de D en première ligne laisse une contraction G sans accompagnement ; mais l'inscription des phénomènes sur le tableau montre manifestement que la contraction G, dont le renouvellement s'était jusqu'à présent combiné avec celui

		Les 15 Temps des révolutions G														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Les 16 étapes des combinaisons notées.	1	DC ²														
	2	GD ³														
	3	G → D ⁷														
	4	G → D ⁴														
	5	G → D ³														
	6	G → D ⁶														
	7	G — — — — — D ⁷ — — — — —														
	8	G — — — — — D ² — — — — —														
	9	G — — — — — D ³ — — — — —														
	10	G — — — — — D ⁴ — — — — —														
	11	G										D				→
	12	→ G ⁷										D				→
	13	→ G ²										D				→
	14	→ G ³										D				→
	15	→ G ⁴										D				→
	16	→ G ¹										D				→

FIG. XV. Embryon S Ba' (N° 10, Physiologie du stade G). Tableau des intervalles qui séparent les renouvellements des contractions D et G. Celle-ci, supposée immobile, a une révolution de 1/16 plus rapide que celle de D. Les lettres réunies par deux traits signifient la phase de conjonction ; les flèches désignent le sens des claudications ; les traits espacés unissent les contractions effectuées à intervalles égaux ou presque égaux. La contraction G de la case 11 n'est plus associée avec la contraction D ; celle-ci, par suite de son retard, se rapproche de la contraction G suivante et forme avec elle une nouvelle combinaison.

de D, reste isolée, tandis que le mouvement D s'accorde avec le G suivant.

La ligne et la lettre G pointillées, en haut de la colonne II, sont un report du dernier événement de la colonne I. Nous passons à la boiterie D G ; elle se renouvelle quatre fois seulement alors que la boiterie G D s'était produite cinq fois ; cette absence de symétrie tient à la précession

de la contraction G. Nous aboutissons plus loin à la rencontre des deux mouvements, dont nous sommes partis.

II. *Représentation des différences entre les rythmes.* — Le second tableau (fig. xv) présente sous un aspect différent, plus condensé et peut-être plus suggestif, la route suivie par les deux contractions. La G, dont la révolution est plus rapide et qui comprend 15 temps (en réalité 7 temps $1/2$ ou 15 demi-temps, dans l'observation faite sur SBa¹), est supposée immobile tandis que la contraction D, dont la révolution est plus longue d'un demi-temps, voyage autour d'elle.

Les 15 temps de G sont alignés horizontalement de gauche à droite dans les 15 compartiments que contient la ligne des abscisses. La contraction D recule d'une case vers la droite à chacun de ces renouvellements, puisque sa révolution dure les 15 temps de celle de G, plus 1. Le cycle des combinaisons motrices que D fait avec G comprend par conséquent 16 étapes, pendant la durée desquelles *le mouvement G se reproduit une fois de plus que le mouvement D*; celui-ci s'associe sur le tableau pendant le cycle entier des combinaisons, avec deux renouvellements différents du mouvement G, mais en supposant que le cycle commence à la 11^e case, on suit toutes les associations d'un même mouvement G avec le D. Sur ce tableau, comme sur le précédent, les distances tiennent lieu des intervalles de temps et ce sont les distances les plus rapprochées entre les contractions D G, qui commandent les accords entre les mouvements latéraux.

La lecture des signes de la figure xv n'offre aucune difficulté : les conjonctions correspondent aux lettres D=G réunies par deux traits appuyés ; les boiteries sont signalées par des flèches dont la pointe est tournée vers le deuxième terme du mouvement ; les balancements égaux sont reliés par des lignes de traits espacés. Nous observons la même suite de combinaisons que sur le tableau I : D-G, G D, G et D, D G.

Deux événements se manifestent ici avec une grande clarté ; ce sont :

- 1^o L'abandon par D du premier mouvement G à sa 11^e répétition ;
- 2^o la combinaison de plus en plus serrée de D avec le G suivant ; qui a pour résultat sa conjonction avec lui, au bas du tableau.

12 heures. Les mouvements sont un peu plus amples (angle de 5 à 6°). La courbure latérale s'affirme au niveau de la partie antérieure du pédicule vitellin ; elle est semblable à celle du n° I (fig. VII), mais moins prononcée. A un grossissement de 20 fois, on aperçoit, lors de la conjonction, un *mouvement de cabrement*, c'est-à-dire un relèvement de

la tête avec approfondissement de la cambrure dorsale ; il se précise de plus en plus.

16 heures. Le bord dorsal de la tache acoustique, en prenant une forme concave en dehors, signale que le stade H est atteint.

N° 11. EMBRYON SBa² (10 janvier 1918). Œuf intact, température 14°-15° C.

10 janvier, 15 heures (15°). On assiste au début des mouvements. La contraction est *bilatérale* dès sa naissance ; elle est beaucoup moins une déviation latérale de la tête qu'une *inclinaison de la région dorsale vers le bas*, à G ou à D ; on peut dire qu'il s'agit d'une rotation, à G ou à D, de la partie dorsale de l'avant-tronc ou mieux de la région cervicale relevée de 30° environ sur l'axe du tronc ; celui-ci se dévie à peine de quelques degrés dans le sens latéral, à D ou à G, en prenant comme charnière le niveau transversal du bord pédiculaire antérieur.

Le déplacement est très faible et ne peut même être décelé avec certitude qu'avec le concours de l'oculaire I et de l'objectif α^2 (Zeiss), c'est-à-dire à un grossissement de 20 fois ; la valeur de la déviation latérale, presque linéaire, est de l'épaisseur du rebord dorsal du placode auriculaire ; elle vaut à peine la moitié de saillie oculaire.

Le rythme est de 10 temps ; il dure 4 secondes. Le renouvellement de la contraction G s'établit un peu plus vite que celui de la contraction D, comme dans l'embryon SBa¹, de sorte qu'on observe la même suite de figurations ordonnées que chez celui-ci : GD, G et D, DG, D-G. Seulement la différence de vitesse entre les rythmes est moindre ; il en résulte que chacune des combinaisons se répète 15 fois environ, et que, *pendant la conjonction*, malgré l'examen à fort grossissement, *il est impossible, en l'espace de six révolutions, c'est-à-dire de six fois 10 temps, d'apercevoir le moindre déplacement latéral ; la neutralisation est complète*. C'est dans des circonstances semblables qu'au début de mes observations j'avais été tenté de croire à une immobilisation prolongée, c'est-à-dire à un arrêt du mouvement rythmique (n° 5).

11 janvier, 8 heures (14°). Le déplacement est devenu une *dévi*ation latérale autant qu'une torsion longitudinale, mais il n'a pas beaucoup augmenté d'ampleur ; la tête se déplace, de chaque côté, de 1/4 de sa largeur au niveau du 5^e nerf, ou, pour prendre un autre point de repère, de l'étendue transversale de la saillie oculaire. Le rythme est de 12 temps.

N° 12. EMBRYON S Ba^3 (10 janvier 1918). Œuf intact, température 14°.

15 heures. On assiste au début des mouvements. La contraction est bilatérale d'emblée et très régulièrement rythmée sur 12 temps et 5 secondes environ, un peu plus lente par conséquent dans sa reproduction que chez S Ba^2 , probablement en raison de la température plus basse de 1° que pour ce dernier. Le mouvement, par son aspect et son peu d'ampleur, ressemble à celui de cet embryon ; mais la différence entre les durées des révolutions G et D est plus faible ; on compte les séries suivantes :

DG, 30 fois.

D et G, 40 fois.

GD, 30 fois.

G-D, conjonction 8 fois complète, 10 fois partielle en G-D et 10 fois en D-G.

Dans un intervalle de 40 secondes (8×5), on n'a pu saisir aucun mouvement latéral en raison du synchronisme des contractions opposées. Ce phénomène de neutralisation complète est précédé et suivi des rencontres partielles qui démontrent la précession progressive d'une contraction sur l'autre.

Contrairement à ce qui se passe chez S Ba^1 et S Ba^2 , c'est la contraction D qui ici se renouvelle le plus rapidement ; la sériation est la même, mais se produit en sens inverse ; les termes qui représentent les mouvements latéraux dans les formules des combinaisons sont intervertis.

15 h. 30. La température est montée à 15°. L'élévation lente d'un degré a pour résultat de diminuer la durée de la pause pour les deux bandes musculaires ; le rythme s'inscrit maintenant en 10 temps et 4 secondes, sans que change l'aspect général des mouvements. De plus, la vitesse relative des révolutions G et D n'est pas modifiée, de sorte que le changement de milieu dans un sens favorable à l'activité musculaire, accompli lentement, excite au même degré chacun des muscles et laisse persister entre eux la minime différence qui existait auparavant entre les temps de leurs révolutions ; la répétition de chaque combinaison se chiffre toujours par une trentaine d'oscillations bilatérales.

Cette dernière constatation a une grande importance. Elle indique que, dès l'avènement de la contractilité, il y a deux manières pour le muscle de se comporter ; il réagit : 1° sous l'influence des conditions générales qui actionnent l'ensemble de l'organisme ; 2° sous l'influence de conditions particulières qui tiennent à sa structure, au degré de développement

auquel il est parvenu, à la plus ou moins grande facilité de ses échanges, etc. Quand les premières l'entraînent à plus d'activité, il conserve encore, grâce aux secondes, les caractères propres de son fonctionnement. Nous verrons plus tard que de brusques changements peuvent retentir sur les fonctionnements particuliers de chaque bande musculaire, et déterminer soit des inversions dans la longueur relative des révolutions, soit même des troubles rythmiques allant jusqu'à un véritable affolement. Nous avons déjà noté celui-ci chez le N° 3 (I³) à la suite d'une élévation rapide de 16° à 23°; mais dans les cas où, comme chez SBa³, les modifications du milieu sont légères et progressives on peut admettre que la différence relative entre les deux rythmes, dont dépendent à la fois le sens et la rapidité des chevauchements, est indépendante de l'activité générale, qui règle la vitesse des renouvellements.

11 janvier, 8 heures (14°). Les caractères du déplacement sont semblables à ceux du N° 11, effectués à la même heure et dans les mêmes conditions.

§ II. VUE D'ENSEMBLE.

I. — Anatomie

1° *Au début du stade*, on note l'apparition précoce (fig. I) des placodes acoustiques. Vus d'en haut, sur la face dorsale, ils ont l'aspect de deux croissants brillants, qui encadrent dans leur concavité le neuromère du facial, le premier constitué. Les dernières traces de fermeture de la gouttière médullaire s'aperçoivent encore dans la région du facial et au-dessus du canal neurentérique.

2° *A la fin du stade*, quand le mouvement commence, les trois vésicules cérébrales ne sont pas encore délimitées; l'archencéphale commence cependant à se diviser en prosencéphale et en mésencéphale (fig. III, IV, V, VIII, X, XII, XIII) mais le pli rhombo-mésencéphalique n'est pas formé. Le neuromère du trijumeau n'est pas distinct de la vésicule moyenne et l'on n'aperçoit, en avant du renflement de la VII^e paire, que le neuromère sans racine dorsale, intermédiaire au trijumeau et au facial, qui surplombe la première fente branchiale. Nous constatons aussi que cette région inter-facio-trigéminal est la plus souple et la moins résistante de la tête; car, chez les embryons mobiles où l'extrémité céphalique se trouve fixée dans une encoche vitelline, elle forme le début de la courbe de contraction (fig. XI). L'évolution des neuromères du rhombencéphale

peut donc s'inscrire ainsi : le neuromère facial est le premier formé ; encadré latéralement par les placodes acoustiques, il est prolongé en arrière, vers la moelle, par une région tronconique, tandis que se forme au-devant de lui le neuromère intermédiaire (fig. I, II, X, XII, III et IV). La région postérieure, celle des IX^e et X^e paires, reste encore, à la fin du stade, sans dilatation ampullaire propre.

Le neuropore est ouvert à l'extrémité du prosencéphale (fig. IV). Au bout opposé, le renflement médullaire est encadré dans le contour de la queue (fig. III, XIII) et ne fait plus saillie en arrière d'elle (fig. I). A l'apparition du mouvement, les bords dorsaux des placodes auditifs, précédemment concaves en dedans (fig. I, II, III), deviennent rectilignes (fig. X, XIII), et même parfois leur partie postérieure esquisse une concavité externe dans le sillon qui sépare les VII^e et IX^e paires crâniennes (fig. VIII, XIII).

Ces caractères de la face dorsale peuvent être observés à travers l'enveloppe sur les embryons vivants placés au sommet de la boule vitelline ; ils sont contemporains du phénomène principal du stade, vu sur la face latérale, et qui est l'apparition de la première poche branchiale (fig. V). A l'inspection latérale, l'embryon montre plusieurs faits importants pour le déterminisme du mouvement actuel.

- a) La rampe occipitale descend jusqu'à moitié du corps.
- b) Le profil ventral de la tête est horizontal.
- c) Le prosencéphale est la partie la plus saillante en avant.
- d) L'embryon est sessile sur le vitellus.

L'examen de la face ventrale, sur l'embryon fixé n° 3 (fig. VI), montre qu'il existe un orifice ventral de la cavité endodermique, placé derrière le pédicule, qui n'est pas l'anus (beaucoup plus tardif), mais *le reste du blastopore*. Sa lèvre antérieure est constituée par la région postérieure de l'endoderme vitellin lequel ferme en bas la fente médio-ventrale de l'abdomen ; l'orifice n'est, si l'on veut, que la région la plus reculée de cette fente, libre derrière le plancher endodermo-vitellin. Les parois latérales de l'abdomen s'étalent en dehors sur la boule vitelline, mais le bord postérieur du pédicule n'est pas encore constitué.

II. — Physiologie

L'attache serrée de la région moyenne de l'embryon au vitellus et la détente élastique du corps sont les causes déterminantes du

retour passif de l'embryon à sa position de départ, après chaque mouvement. Sans ce retour, l'amplitude constamment égale du déplacement eut été difficile à déceler à la seule observation : mais, grâce à lui, celle-ci donne des résultats toujours précis. Le pédicule, dont nous verrons évoluer la conformation, garde, jusqu'à la fin de la période musculaire aneurale, une rigidité qui oblige le corps à récupérer la ligne axiale pendant les pauses.

Nous distinguons les caractères généraux de la contraction, qui expriment les propriétés du muscle considéré en lui-même, des manifestations passagères qui tiennent au jeu de la croissance et aux conditions mécaniques actuelles du mouvement.

A. PHÉNOMÈNES GÉNÉRAUX DE L'ACTIVITÉ MUSCULAIRE.

Les propriétés caractéristiques des muscles sont *apparentes dès le début des contractions et se manifestent, sans exception, chez tous les embryons*. La fonction prend, dans la suite, un développement plus grand chez les animaux plus âgés, mais les qualités restent les mêmes.

Nous passerons en revue : 1° le rythme; 2° la valeur égale des flexions libres du même côté; 3° la propagation de l'onde; 4° l'indépendance du mouvement de chaque bande myotomique; 5° les manifestations de l'irritabilité.

1° Le rythme.

I. Définition (p. 286). — II. Influence de la température (p. 287). — III. Influence de la croissance (p. 288). — IV. Les modes individuels de contraction : influence des antécédents (p. 288). — V. L'inégalité des deux rythmes latéraux et la loi des combinaisons motrices (p. 289). — VI. L'arrêt fictif de la conjonction (p. 290). — VII. La conservation de la différence entre les rythmes particuliers au cours des modifications générales d'activité (p. 290). — VIII. L'indépendance du rythme vis-à-vis des obstacles mécaniques qui s'opposent au déplacement (p. 291). — IX. La vitesse égale de reproduction des mouvements dans un milieu constant (p. 291).

I. *Définition*. — C'est la propriété que possède la substance musculaire de se contracter à *intervalles égaux, dans des conditions constantes de milieu*. L'ensemble de la période musculaire, ou révolution, comprend :

a) la contraction; elle provoque, au stade G, une déviation latérale et une inclinaison dorsale de la région céphalique ;

b) la détente; elle présente deux phases, le retour élastique de la tête à sa position de départ et la pause sur la ligne médiane.

La durée de la révolution peut différer dans un même milieu pour chaque embryon; elle n'est pas tout à fait semblable non plus pour les deux bandes myotomiques d'un même embryon. Elle change surtout avec les conditions extérieures. Le rythme, considéré chez un embryon déter-

miné, pour chacune des chaînes myotomiques, est caractérisé par sa régularité et sa permanence dans un milieu constant, quand la température se maintient entre 8° et 20°. Le facteur température a une grande influence.

II. *Influence de la température.* — La durée des révolutions musculaires dépend de la température ambiante, ainsi le N° 12, à 14°, bat à 12 temps, à 5 secondes d'intervalle, tandis qu'à 15°, il bat à 10 temps seulement et toutes les 4 secondes. D'une façon générale, *la chaleur raccourcit* le temps de la révolution tandis que le froid l'allonge. Les révolutions de mouvement, observées en été, à une température haute de 16° à 18°, durent habituellement 1 seconde 1/2 (N° 9) ou 2 secondes (N° 5) ; à une température de 15°, elles sont de 4 secondes (N°s 11, 12), et à une température de 14°, elles s'allongent à 5 secondes (N° 12).

La variation de durée des révolutions sous l'influence des changements de température peut être facilement appréciée par l'adoption d'une cadence (Voir chapitre de Technique : enregistrement) basée sur le temps d'exécution du mouvement abducteur. Nous comptons des rythmes de 4 temps, de 6, de 8, de 10, de 12 temps. Les rythmes rapides sont ceux des températures élevées (18°) les rythmes lents, ceux des températures basses (12° à 15°). Nous n'avons pas noté au stade G de températures extrêmes, sauf dans un cas (N° 3, 23°), et les températures inférieures d'élevage ont été soit normales (14°), soit très voisines de la normale. Le mouvement réglé sur un rythme de 12 temps et 5 secondes de durée (N° 12) peut donc être considéré comme régulier et proche des conditions naturelles.

On doit remarquer que la chaleur accélère à la fois la rapidité d'exécution du mouvement et son renouvellement ; ainsi un rythme de 6 temps dure 2 secondes (N°s 5 et 9, à 17°5 et 18° C.) et comprend (N° 5) un aller et retour du déplacement pendant une demi-seconde environ, plus un intervalle de repos d'une seconde et demie ; un rythme de 10 temps (N° 11, à 15° C.) dure 4 secondes, pendant lesquelles les 2 temps du déplacement aller et retour ne comptent que pour 0,8 seconde de seconde ($4 : 10$ et $\times 2$) alors que la pause s'allonge à plus de 3 secondes. *L'élévation de la température diminue donc le temps de pause beaucoup plus vite qu'elle n'accélère le mouvement lui-même ; la baisse de température augmente la pause plus vite qu'elle ne ralentit le mouvement.* D'autres exemples peuvent être donnés. Sur 12 temps (N° 12), la pause (immobilité) s'étend sur 10 temps, c'est-à-dire qu'elle équivaut à 5 fois

la durée du déplacement complet, et la détente totale compte pour 11 temps. Quand il s'agit d'une révolution de 6 temps (N^{os} 2, 3, 5, 9), rythme très habituel entre 16° et 18°, la pause se raccourcit à deux fois la durée du déplacement total et le relâchement musculaire total avant la reprise n'est plus que de 5 fois le temps du raccourcissement ; bien plus, un rythme de 4 temps (N^{os} 6 et 7) égalise la pause au mouvement d'aller et retour et la durée de la détente complète est de 3 fois seulement le temps de la contraction.

III. *Influence de la croissance.* — A l'apparition du mouvement, la durée de la contraction et celle de la révolution ne diffèrent guère des intervalles de temps constatés plus tard, pour les mêmes manifestations, quand la déviation est plus forte. Cependant par exception, chez le N^o 3, le renouvellement des premières contractions unilatérales a été compté sur 4 temps, tandis que le déplacement bilatéral observé 15 et 45 minutes plus tard, à la même température (17° C.), a marqué pour chaque révolution un rythme de 6 temps. Le plus souvent, en milieu constant, le rythme d'apparition des contractions unilatérales isolées est maintenu au moment de l'établissement des contractions bilatérales ; cela se passe ainsi chez le N^o 5, où la révolution dure 2 secondes, sur 8 temps, à la fois, pour le seul mouvement D et pour le double mouvement consécutif. On peut dire qu'à une même température, le rythme du muscle d'un même embryon reste le même, quelle que soit la quantité de substance musculaire mise en jeu ; *l'entrée en fonction de nouvelles fibres ou de nouveaux myotomes n'apporte pas de changement dans la durée des révolutions.*

IV. *Les modes individuels de contraction : influence des antécédents.* — Les embryons n'agissent pas tous de la même façon. Il est facile de s'en rendre compte. Voici S Ba¹ (N^o 10), placé à 12° de température, qui renouvelle ses contractions sur 8 temps, tandis que S Ba² (N^o 11) et S Ba³ (N^o 12), à 15°, c'est-à-dire à une température de 3 degrés plus haute, ont un rythme plus lent, compté sur 10 temps. Pour ces deux catégories d'embryons la relation des phénomènes de durée est inverse de la normale. L'anomalie tient à un mécanisme particulier des réactions intérieures qu'il nous est impossible de définir, mais dont nous pouvons rechercher la cause générale. Les antécédents des animaux éclairent la question. Les trois embryons ont été élevés, depuis leur sortie de l'oviducte maternel, au laboratoire de Banyuls ; mais S Ba¹, dont les mouvements sont plus vifs malgré une température plus basse, s'est

constamment trouvé dans un milieu favorable, tandis que SBa^2 et SBa^3 ont subi, huit jours avant l'apparition du mouvement et pendant 48 heures environ, une élévation anormale de la température (entre 21° et 23°) ; leur croissance en parut, d'abord, accélérée, mais il est possible que cette chaleur anormale ait retenti sur leur constitution, et déterminé des réactions consécutives plus lentes et amoindries. Ainsi le problème des comportements divers des embryons, dans un milieu donné, peut être résolu par la connaissance des antécédents. Les meilleures conditions d'élevage et d'examen des œufs de Sélaciens ne rappellent que de loin le milieu naturel ; les embryons étudiés n'ont pas été élevés ensemble ; ils ont subi, chacun, des circonstances particulières, parfois voisines, rarement identiques ; aussi ne doit-on pas s'étonner des divergences légères que présentent actuellement leurs mouvements dans un même milieu. Ainsi, les N^{os} 6 et 7 ont un rythme de 4 temps vers 18° ; le N^o 5, un rythme de 8 temps à $17^{\circ}5$; le N^o 9, de 6 temps à 18° ; les N^{os} 2 et 3, de 6 temps à 17° .

Cependant il est légitime de penser que, dans la nature, les embryons de *Scylliorhinus*, soumis aux mêmes conditions favorables, ont des réactions semblables. La manière égale dont se comportent les N^{os} 11 et 12, élevés côte à côte dans le même cristalliseur, depuis l'oviducte maternel, après avoir subi ensemble la hausse de température dont j'ai parlé, peut constituer la preuve de ces assertions ; tous deux ont été impressionnés au même degré par les événements et leur développement s'est effectué de concert ; à la même heure (15 h.), le 10 janvier 1918, ils ont tous deux remué pour la première fois ; puis à 15° , le N^o 11 (SBa^2) montra un rythme de 10 temps, en 4 secondes ; tandis qu'à 14° , le N^o 12 (SBa^3) montrait un rythme de 12 temps en 5 secondes, mais quand la température du milieu fut montée pour celui-ci d'un degré, il réagit aussi en 4 secondes et 10 temps, comme son compagnon.

V. *L'inégalité des deux rythmes latéraux et la loi des combinaisons motrices.* — L'inégalité des révolutions de chaque bande myotomique devient évidente à une température légèrement inférieure à la normale (12° chez le N^o 10) qui, en ralentissant l'activité musculaire, prolonge le temps des périodes et rend plus apparente la différence de leur durée. Elle fait comprendre la suite ordonnée des combinaisons motrices bilatérales dont nous avons exposé le cycle à l'occasion des phénomènes observés chez le N^o 10. On voudra bien se reporter à cette observation pour con-

naître la série des attitudes, reproduites constamment dans le même ordre, si la même inégalité de durée persiste entre les révolutions latérales. Nous avons noté que le nombre des attitudes présentes dans chaque combinaison motrice d'un cycle est d'autant plus petit que l'inégalité rythmique entre les révolutions opposées est plus grande.

La loi des combinaisons introduit, dans la connaissance des mouvements, cette notion capitale que *le changement d'attitudes, pris d'abord pour une manifestation imprévisible, exprime au contraire l'activité régulière et continue, c'est-à-dire rythmée, de deux muscles distincts*. Il constitue l'une des preuves de l'« isolement fonctionnel » de chaque bande myotomique sur lequel nous revenons plus loin (au paragraphe 4).

VI. *L'arrêt fictif du mouvement pendant la conjonction*. — Autant les mouvements opposés sont faciles à apprécier tant qu'ils se produisent à distance les uns des autres, autant leur jeu devient confus quand ils chevauchent l'un sur l'autre. Cependant, la longueur des révolutions pour chaque contraction latérale reste constante. On s'en rend compte en les suivant à travers toutes les combinaisons du double mouvement. En période de conjonction les révolutions des fonctionnements opposés confondent leurs temps, mais chacune d'elles reste invariable.

On avait d'abord pris la neutralisation des déplacements pour un arrêt (N° 5) ; mais on s'est rendu compte ensuite qu'il n'y a jamais d'arrêt : la contraction rythmée est constante dans sa reproduction (N°s 10, 11, 12). Faute d'avoir saisi le jeu des conjonctions, l'observateur pourrait être surpris par la durée de l'immobilisation, quand la différence extrêmement légère des rythmes prolonge la période des rencontres. Ainsi on ne remarque aucun mouvement du N° 11 pendant 24 secondes, ni aucune apparence de contraction chez le N° 12 pendant 40 secondes. La durée des autres attitudes de mouvement est du reste tout aussi longue chez ces embryons.

La neutralisation complète des mouvements n'existe en réalité que tout au début des contractions. Quand celles-ci deviennent plus fortes et plus étendues, un mouvement de cabrement vertical se manifeste, comme le résultat commun des contractions coïncidentes. Il est déjà perceptible chez le N° 10 à un fort grossissement, trois heures après l'apparition de la motilité.

VII. *La conservation de la différence entre les rythmes particuliers, au cours des modifications générales d'activité*. — Pendant les variations générales légères de l'activité musculaire, provoquées par un changement de température, la différence des intervalles entre les renouvellements

des deux rythmes latéraux, qui règle le cycle des combinaisons motrices, peut rester sans changement (N° 12).

VIII. *L'indépendance du rythme vis-à-vis des obstacles mécaniques qui s'opposent au déplacement.* — Dans les cas où le mouvement est gêné (N° 2) ou très réduit (N° 4, 6, fig. IX) par le contact de la tête avec le vitellus, ou amoindri d'un seul côté par un renversement latéral (N° 8), on observe dans son renouvellement une période régulière et constante, d'une durée normale pour la température ambiante. Cette constatation établit que le rythme n'est pas influencé par les obstacles naturels qui, dans l'œuf, s'opposent au mouvement. Le N° 6, par exemple, dont le diagramme du déplacement est donné figure XI, possède un rythme rapide de 4 temps, normal à 18° de température. Le N° 5, dont le mouvement commence du seul côté droit, incliné vers le vitellus, montre une répétition constante et rythmée de ce mouvement qui arrive même à déterminer une courbure passive résiduelle du côté contracté. Le N° 4, pour les mêmes raisons, a une figure de contraction semblable à celle du N° 6 (fig. XI) et bat sur 6 temps, à 16°. Le N° 2, dont le contact avec le vitellus est beaucoup plus léger, présente une déviation céphalique presque normale.

IX. *La vitesse égale de reproduction des mouvements dans un milieu constant.* — Le muscle est toujours adapté aux conditions du milieu qu'il reflète par son activité, mais de lui-même il ne change pas son mode de réagir. Quand, par exemple, on trouve dans des conditions bien établies et constantes, pour la révolution d'un côté, le chiffre de 6 temps, à aucun moment ce nombre n'est modifié. Il n'arrive jamais que la durée de la révolution tombe à 8 temps ou monte à 4 temps ; et cependant le muscle est très irritable et très sujet à varier suivant le milieu.

2° *L'amplitude égale de tous les déplacements libres de même sens à une époque donnée.*

Par mouvement libre j'entends non seulement l'absence de tout obstacle mécanique sur le trajet du corps fléchi, mais encore l'affranchissement de toute intervention limitante du déplacement opposé. L'égalité des contractions ne persiste que pendant une époque déterminée de la croissance. Même au cours du stade G, il ne fait pas doute que l'étendue du déplacement augmente rapidement à partir du début de la motilité ; ainsi, chez le N° 10, l'angle de déviation passe de 2 à 5 degrés en 1 h. 30'. Les obstacles éventuels qui, à l'intérieur de la coque, amoindrissent le déplacement, tels que le renversement par les glaires, le

frottement contre le vitellus, peuvent, par leur constance, donner aux manifestations du mouvement l'apparence d'une égale intensité. (Nos 2, 4, 6, 8). Aussi n'est-ce que sur les mouvements absolument libres d'entraves qu'est fondée la règle de l'amplitude égale des déplacements ; ceux-ci ne doivent être considérés aussi que, dans un seul sens, comme l'effet des contractions de la même bande musculaire et, pendant la comparaison, les conditions d'activité doivent rester absolument les mêmes dans le milieu ambiant. Nous avons vu la vitesse du rythme augmenter avec la température (au-dessous de 20°) ; mais la valeur du déplacement s'accroît aussi avec la température : ainsi les embryons d'été ont une amplitude de mouvement plus grande que ceux d'hiver (N° 10, 11, 12), au seuil du stade H.

3° *La propagation de l'onde.*

Elle existe dès que plusieurs myotomes se contractent. Il est possible que cette condition soit réalisée dès le début et qu'à son apparition le mouvement ne soit pas limité à un seul myotome ; c'est un problème très délicat, que nous n'avons pu élucider. Il est en tout cas certain que l'onde propagée peut être constatée d'une façon précoce chez certains embryons renversés latéralement, qui présentent, en même temps qu'un champ plus largement visible du territoire myotomique, un déplacement latéral moins prononcé. Ainsi le N° 8 (fig. XIII), vu à travers la coque à un fort grossissement, nous a montré l'origine de la contraction dans les premiers myotomes placés derrière le placode auditif. Une autre disposition naturelle assez fréquente favorise la démonstration de la propagation ; c'est la limitation du déplacement céphalique par le frottement de l'extrémité prosencéphalique sur le vitellus ; entre deux parties immobilisées, constituées par l'extrémité antérieure et la région pédiculaire, l'avant-corps ondule d'une façon plus réduite encore que dans le cas du renversement latéral, et l'on voit nettement la marche cranio-caudale de l'onde. Cette constatation fait l'intérêt de l'embryon N° 4 et peut aussi être notée sur le N° 6 (fig. IX). Les animaux soulevés au-dessus du vitellus et dont le déplacement est libre sont moins favorables à cette étude ; le battement à droite et à gauche accapare l'attention et empêche de constater le cheminement léger de l'onde, tant à cause de l'amplitude de la déviation latérale que par suite de la rotation de l'extrémité céphalique autour de l'axe longitudinal, qui dérobe aux yeux la région contractée.

4^o *L'autonomie de chaque bande myotomique.*

L'indépendance de chaque bande latérale est prouvée par le rythme spécial qui distingue sa révolution. Nous pouvons l'analyser à l'apparition et dans le cours du mouvement.

A. *Le mode unilatéral d'apparition du mouvement.* Le fait que le mouvement est parfois unilatéral à son début suffit pour affirmer qu'aucun lien n'existe entre les muscles des deux côtés. L'unilatéralité s'observe sur les N^{os} 2, 3, 5 et 10. La contraction unilatérale isolée peut être aussi bien la gauche (N^{os} 2, 3) que la droite N^{os} 5, 10). L'intervalle de temps qui sépare la venue des deux contractions est variable, mais toujours peu considérable ; il est de 5 minutes chez le N^o 2, de 2 minutes chez le N^o 5, de 14 minutes chez le N^o 10, de 1 heure et demie chez le N^o 3. Chez le N^o 5, à 17^h05, le premier mouvement apparu est resté pendant deux heures plus puissant que le mouvement opposé, après l'apparition de celui-ci.

B. *L'autonomie, dans le cours des déplacements,* se manifeste par le renouvellement particulier de chaque contraction latérale. Nous n'avons, en effet, jamais rencontré la même cadence rythmique pour les deux côtés ; les deux rythmes sont parfois à peine dissemblables, mais toujours différents. La répétition d'une différence, si minime soit-elle, accroît progressivement l'écart de temps qui sépare les moments des contractions opposées et détermine ainsi *le cycle des combinaisons motrices* (Voir N^o 10). Les associations semblables de mouvement se répètent d'autant plus nombreuses que la durée des deux rythmes est plus égale, mais le cycle finit toujours par être parcouru, si la même discordance persiste. Parfois, en cours de chevauchement, il se produit une *inversion* dans la durée relative des révolutions, en ce sens que la plus longue devient la plus courte ; la marche des combinaisons se fait alors en sens contraire ; mais la durée inégale des rythmes existe toujours.

L'absence de liaison fonctionnelle entre les bandes musculaires latérales confirme l'automatisme de leur contraction ; car si l'on voulait rapporter celle-ci à l'action nerveuse, la constatation de deux rythmes discordants entraînerait à penser que ce n'est pas un, mais deux systèmes nerveux qui fonctionnent et deux systèmes nerveux indépendants.

En dehors des faits expérimentaux (ablation de la moelle) qui démontrent péremptoirement l'indépendance de la contraction myotomique vis-à-vis du système nerveux, les caractères du mouvement, la

constance et la régularité du rythme, l'amplitude égale des déplacements le désignent comme de nature musculaire ; nous montrerons dans le chapitre VII la valeur générale de ces caractères.

La différence de durée des révolutions latérales continue parfois d'exister malgré de légères variations des conditions de milieu ; mais il arrive aussi, comme nous le verrons aux stades suivants, que le bouleversement des conditions ambiantes est l'occasion de manifestations particulières pour chaque bande latérale. Ces faits concourent à prouver le fonctionnement indépendant des deux muscles.

5° *L'irritabilité.*

Les phénomènes d'irritabilité nous ont servi dans les précédents paragraphes à montrer les variations des caractères essentiels de la contraction ; nous ne ferons que les rappeler très succinctement.

1° Le muscle est surtout *irritable par les changements de température* : a) l'embryon N° 3 s'affole vers 21°-22° ; à 23°, il s'arrête ; reporté alors dans un milieu neuf, à une température de 15°, il reste encore immobile pendant 3 minutes ; b) entre 16° et 18°, les mouvements sont plus amples (angle d'abduction de 10° à 15°), plus vite renouvelés (4, 6, 8 temps) et plus vite exécutés qu'entre 12° et 15° de température ; ils n'ont alors que 2 à 5° d'amplitude et se reproduisent sur un rythme plus lent (10 ou 12 temps).

2° Le muscle est, par contre, *peu irritable par les excitants mécaniques*, tels que les obstacles naturels (vitellus, tractus glaireux) qui s'opposent à son raccourcissement ; ils provoquent l'immobilisation de l'extrémité céphalique ou le renversement latéral du corps, mais ne déterminent aucune modification du rythme normal.

La rencontre même des mouvements, leur opposition complète ou partielle, le secouement des boîtiers rapides, n'entraînent aucun désordre rythmique. Ainsi le muscle ne réagit pas aux obstacles ; mais il est irritable par les frottements et surtout par la piqure, comme nous le verrons aux stades suivants.

B. LES CONDITIONS ACTUELLES DU MOUVEMENT

1° *L'apparition du mouvement.*

I. *Mode.* — Nous avons vu le mouvement débiter parfois d'un seul côté et la valeur de ce fait pour la démonstration de l'indépen-

dance musculaire unilatérale (4^e paragraphe du chapitre précédent).

II. *Stade anatomique.* — Le moment d'apparition est le stade G, ainsi qu'en font foi les silhouettes en vue dorsale prises sur les embryons vivants (fig. VIII, IX, X, XII, XIII); de plus, les caractères du cerveau et des placodes acoustiques indiquent la fin de ce stade, comme nous l'avons signalé au 4^e paragraphe des « Caractères anatomiques » (p. 263).

Le nombre visible (fig. VIII) des protovertèbres, une heure et demie après le début du mouvement à 17°, est déjà de 24 chez l'embryon N° 2; quelques instants après le début, chez le N° 8, il est de 22.

La longueur des embryons est, à cet instant, de 3 mm. à 3 mm. 5. Avant le mouvement nous avons observé un embryon de 3 mm. (fig. II) et un second embryon fixé au formol, pris comme type de description, qui a 2 mm. 8 (fig. III à VI); vivant, celui-ci devait avoir 3 mm. 3 environ. On peut donc attribuer une longueur de 3 mm. 3 à 3 mm. 5 aux embryons qui montrent la première contraction; 3 mm. 5 est du reste la longueur que reconnaît S. PATON (1907, p. 537) aux embryons de *Pristiurus* chez lesquels il a aperçu les premiers mouvements; mais il n'a pas fixé leur stade ni reconnu leurs caractères anatomiques. F.-M. BALFOUR (1876, p. 291, M. E.), n'a signalé les mouvements spontanés qu'à une époque beaucoup plus tardive, au stade I.

2° Le siège du mouvement.

I. Le lieu de la première contraction. A) Embryons d'été (p. 296). B) Embryons d'hiver (p. 297). — II. Le changement de place du bord pédiculaire antérieur (p. 297). — III. L'étendue du territoire contractile au seuil du stade H (p. 298).

I. *Le lieu de la première contraction.* — Sans aucun doute, les myotomes métotiques antérieurs se contractent dès le début. On peut laisser la question en suspens pour le premier, placé derrière le placode auditif et dont les limites sont très indistinctes; mais le resserrement des 2^e et 3^e segments et celui, plus apparent, des 4^e, 5^e et 6^e a été constaté sur divers embryons et particulièrement sur les N°s 7 et 8 (fig. XII et XIII); ce dernier se présentait couché sur le côté droit, d'une façon très favorable à l'examen sous un fort grossissement; il permit de saisir sur le vif l'effet localisé de la contraction. Il y a donc lieu de réformer l'opinion que j'avais précédemment formulée (1914 a) que la première contraction siège d'abord à distance de la tête sur le 3^e ou le 4^e myotome du tronc. S. PATON (1907) s'est trompé aussi, en disant que le tiers moyen

du corps était probablement le seul à être mobile au début du mouvement. Il faut, en effet, se garder de confondre le lieu de la première courbure avec le lieu de la première contraction ; le premier dépend des conditions mécaniques qui règlent l'exécution du déplacement et se produit à l'endroit de la moindre résistance, entre la région branchiale et le lien pédiculaire ; le pli de coudure se dirige toujours obliquement en haut et en arrière et vient se présenter, à une vue dorsale, assez loin de la tête. La place de la première contraction importe davantage, et pour l'apprécier il est nécessaire de constater, comme nous l'avons fait, *le resserrement particulier des myotomes* à un fort grossissement.

La contraction ne revêt pas le même aspect chez les embryons d'été, qui sont plus actifs, et chez les embryons d'hiver. Voyons d'abord les premiers.

A. *Embryons d'été*. Cherchons où se produit le maximum de courbure, au début du mouvement. Toutes les constatations s'accordent à le placer à l'endroit du 4^e myotome (N^{os} 4, 6, 7, 8). Si l'on examine l'embryon qui a été fixé avant l'apparition de la motilité (fig. v), on voit que le 4^e myotome se trouve en arrière du bord antérieur du pédicule et reporté vers le tiers moyen du corps, où PATON a placé du reste le début de l'activité musculaire. Lorsque l'animal est renversé sur le flanc droit, comme chez le N^o 8, nous notons que le 4^e myotome est le siège de la plus forte contraction, que les 5^e et 6^e segments se contractent encore, mais que le 7^e est immobile.

Ainsi, à un court intervalle du début, chez les embryons d'été (examinés entre 16^o et 18^o), nous voyons déjà 5 ou 6 myotomes fonctionnels ; de plus, pour des causes mécaniques et pour la raison physiologique d'une action musculaire plus puissante, c'est au niveau du 4^e myotome que se fait le maximum de la courbe.

A un point de vue plus général, nous constatons que si les tout premiers myotomes se contractent à l'apparition du mouvement, cependant ils ne sont pas les seuls à se contracter. Du moins, nous n'avons pas vu leur contraction isolée. Il ne nous est donc pas permis d'affirmer par l'examen des embryons d'été que l'avènement de la contractilité, dans la région cervicale, s'effectue strictement d'avant en arrière. Le premier déplacement visible résulte de la mise en activité d'au moins 4 myotomes. Mais en revanche, on peut certifier que pendant le fonctionnement des myotomes chez les N^{os} 4 et 8 *le point de départ de la contraction se*

produit derrière l'oreille et que l'ondulation chemine, à partir, de là, progressivement en arrière.

B. *Embryons d'hiver.* Les embryons d'hiver (N^{os} 10, 11, 12) ont un mouvement de début beaucoup moins ample que ceux d'été ; le développement marche chez eux plus lentement, en raison de la température voisine de la normale où ils ont été élevés, et peut-être devons-nous accorder plus de valeur à leurs premières manifestations qu'à celles des embryons d'été pour juger le lieu des premières contractions. Celui-ci est nettement situé à la partie antérieure de la rampe cervicale ; en effet, chez le N^o 10, seule la partie qui précède le pédicule se déplace ; de même, chez les N^{os} 11 et 12, la déviation céphalique est presque linéaire. Sur aucun de ces embryons on ne voit la formation d'un creux dans la région contractée, et cette absence de courbe sur le corps prouve, à notre avis, que la contraction très faible n'est pas encore parvenue dans la région pédiculaire, c'est-à-dire au bas de la rampe occipitale, où la plus grande souplesse des tissus pourrait permettre une déformation localisée.

En fin de compte, de tous nos éléments d'information, nous concluons que les myotomes métotiques les plus antérieurs sont bien ceux qui fonctionnent les premiers. Ils sont impuissants à exécuter, à l'origine, un déplacement d'ensemble que nous puissions facilement analyser, et nous n'avons pas saisi sur le fait leur resserrement isolé ; mais nous apportons deux arguments pour appuyer l'idée de leur naissance à l'activité dans le sens cranio-caudal :

1^o l'absence de participation, chez les embryons d'hiver, des myotomes placés au bas de la rampe cervicale et dont la contraction se manifeste chez les embryons d'été par une courbe légère ;

2^o le sens antéro-postérieur de la propagation observée chez les embryons d'été, quand déjà l'onde s'empare des six premiers myotomes (N^{os} 4, 6 et 8) ; nous avons vu chez eux le départ du mouvement se faire derrière l'oreille et non au 4^e myotome, cependant le plus puissant. Il nous paraît légitime de penser que la fonction a pris naissance dans l'ordre où s'établit plus tard l'ondulation propagée.

II. *Le changement de place du bord pédiculaire antérieur.* — Le rapport de l'embryon avec le pédicule est variable ; à mesure que les mouvements se précisent, le bord antérieur de l'attache vitelline reculé et passe de la région ventrale (fig. v) à la région postérieure du péricarde (fig. xvi). Le volume de ce dernier croît rapidement ; la tête saille de

plus en plus vers l'avant. Les premiers myotomes, placés d'abord en arrière du bord périculaire antérieur, s'avancent à son niveau, puis le dépassent pendant la période du développement (stade H) qui voit s'affirmer le mouvement. La comparaison des faces latérales sur les embryons fixés des stades G (fig. v) et H (fig. xvi) est instructive à cet égard.

III. *L'étendue du territoire contractile au seuil du stade H.* — Le fond de la courbure se déplace rapidement en arrière sur la chaîne myotomique; après une demi-heure de mouvement, il est, chez le N° 2, entre le 5^e et le 6^e myotome, et l'on voit déjà se resserrer les 7^e et 8^e segments.

A cet instant, le maximum de la courbe se trouve juste en arrière de la région cardiaque, c'est-à-dire derrière le bord antérieur de l'attache vitelline; mais nous avons vu que celui-ci ne constituait pas à ce stade un point de repère fixe; il vaut mieux ne pas s'en rapporter à lui et compter le nombre des myotomes fonctionnels.

L'extension de la contractilité jusqu'au 8^e myotome est très rapide, surtout chez les embryons d'été. Ainsi chez le N° 2, à la température de 17°, nous constatons les phénomènes suivants: à 10 heures, immobilité; à 11 heures, apparition de la contraction G; à 11 h. 5, celle de la contraction D; nous sommes donc bien au début du mouvement; or à 11 h. 30, la contraction s'étend déjà jusqu'au 8^e myotome; la progression du fonctionnement d'un segment à l'autre à ce stade et à cette température n'est donc pas une affaire d'heures, mais de minutes. Déjà chez l'embryon N° 8, dont les caractères anatomiques sont bien du stade G (fig. xi), le maximum de la courbe est au 4^e myotome et il existe un léger mouvement des 5^e et 6^e segments; le 7^e est immobile. J'estime qu'à la température de 18°, où il se trouve, le développement de la contractilité jusqu'au 9^e s'établira en une demi-heure environ.

Nous pouvons encore nous faire une idée de la rapidité de la croissance et de la mise en fonctionnement des myotomes à haute température par l'exemple du N° 1. Il a été fixé 14 heures environ après le début du mouvement; il montre alors les caractères du stade H, et nous servira de type pour la description de celui-ci. En comparant les figures III, IV, v, faites d'après un embryon au seuil du mouvement avec les figures XVI, XVII, XVIII, qui représentent le type du stade H, on peut mesurer les changements survenus en 14 heures, à 16-18° C.

3° *La figuration maximale du mouvement.*

I. Son déterminisme en général (p. 299). — II. L'aspect particulier des attitudes : 1° A l'apparition du mouvement (p. 300) ; 2° au seuil du stade H (p. 300). — III. Les conditions mécaniques du mouvement normal : 1° Les causes de l'inclinaison dorsale (p. 300) ; 2° Le rejet du fond de la courbe du côté de la ligne médiane opposé à la contraction (fig. VII) (p. 301). — IV. Les variétés de mouvement et leurs causes : 1° La température (p. 302) ; 2° Les obstacles mécaniques : le vitellus, les tractus glaireux et les types de mouvement qu'ils occasionnent : a) à tête fixée ; b) à inclinaison dorsale prédominante ; c) à corps renversé (p. 302).

I. *Son déterminisme en général.* — Tout déplacement exécuté à un moment donné est la résultante des forces en présence ; ce sont, d'une part, la contraction des myotomes parvenus à l'activité et, d'autre part, les résistances qui s'opposent à la flexion du corps. On peut classer ces dernières en trois groupes : 1° celles qui tiennent au corps lui-même et, par exemple, à la fermeté plus ou moins grande de l'axe chordal ; 2° celles qui tiennent aux annexes pédiculaires, à la forme, aux dimensions de l'attache vitelline ; 3° celles qui sont extérieures et pour ainsi dire, étrangères à l'animal, tout en faisant partie de l'œuf, telles que la boule vitelline, les tractus glaireux, etc. La résultante varie à chaque moment de l'évolution ontogénique, dans la mesure où les forces opposées se modifient ; le mouvement est l'expression de leur équilibre.

Nous connaissons les territoires contractiles pour avoir vu se resserrer les myotomes actifs, mais l'étude des résistances est à faire. Elle est très complexe. Nous ne pouvons guère obtenir de résultats que par déduction, en nous figurant ce que serait le mouvement sans leur présence, et en expliquant l'attitude actuelle par leur intervention. Les conclusions que nous apportons dès ce début de la contraction n'ont pas été établies par le seul aspect des premiers déplacements, mais sont le fruit d'une étude d'ensemble faite aux stades G, H, I, et adaptée ensuite aux circonstances particulières du premier mouvement. La suite des événements précise en effet la valeur des conditions mécaniques. L'extension graduelle de la puissance contractile et le dégagement progressif de l'étreinte pédiculaire font ressortir la nature des obstacles primitivement rencontrés.

La *figuration maximale* de chaque étape, représente le déplacement arrivé à son maximum, pendant les mouvements libres ; nous examinerons ses caractères, au stade G, avant de montrer les conditions de sa formation.

II. *L'aspect particulier des attitudes.* — La croissance change la forme du corps en même temps qu'elle étend l'activité myotomique et l'aspect de la courbe de flexion diffère au début de la motilité et à la fin du stade.

1° *A l'apparition de la motilité.* — L'attitude est caractéristique chez les embryons d'hiver (N^{os} 10, 11, 12). Il s'agit d'une *inclinaison dorsale de la tête vers le bas*, d'un côté ou de l'autre, c'est-à-dire d'une rotation de la partie cervicale ascendante autour de son axe longitudinal. Cependant le mouvement comprend aussi une *déviatiion latérale minime*, comme si l'axe longitudinal du cou se ployait sur le côté en même temps qu'il tourne.

Le déplacement a pu être décelé dès la première contraction chez les N^{os} 11 et 12 alors qu'il était linéaire, c'est-à-dire de l'épaisseur du placode auditif, de la moitié de la saillie oculaire. La déviation latérale prend dans la suite une importance plus grande.

2° *Au seuil du stade H*, le mouvement présente l'aspect de la figure VII, et, à part le degré du déplacement, montre alors les caractères de celui que nous reconnaitrons à ce stade. Nous voyons l'inclinaison dorsale de rotation se combiner avec une déviation latérale qui porte la tête à 10°-15° de la ligne médiane; de plus, au bas de la rampe cervicale, le corps se creuse à l'union de la partie céphalique libre et de la région du corps fixée par l'attache vitelline. La courbe, convexe du côté opposé à la contraction, est en même temps déplacée tout entière de ce côté; la tête prolonge la partie antérieure de la courbe, sans prendre part au mouvement; la partie postérieure de celle-ci, très courte de rayon, vient rejoindre rapidement la ligne médiane dans le tiers moyen du corps qui est encore inerte et de plus immobilisé par l'amarre serrée du pédicule. L'axe du corps, représenté à gauche sur la figure VII, indique schématiquement la déviation constatée à une inspection dorsale de l'embryon.

III. *Les conditions mécaniques du mouvement normal.* — Nous supposons la tête suffisamment dressée au-dessus de la boule vitelline pour n'être pas gênée dans son transport. Deux phénomènes surtout doivent être expliqués : 1° L'inclinaison dorsale ; 2° le rejet de la courbe de contraction du côté opposé de la ligne médiane.

1° *Les causes de l'inclinaison dorsale.* Théoriquement, si l'avant de l'animal était dégagé du pédicule, si l'embryon était rectiligne, et si, dans le sens de la hauteur, le milieu des myotomes actifs correspondait au niveau de l'axe chordal, la courbe normale serait figurée par une déviation latérale directe. Les trois conditions principales qui déterminent la direction du mouvement sont donc : la place des fibres musculaires actives par rapport à la chorde, la conformation de l'attache vitelline, la direction ascendante du cou.

a) La striation des fibres musculaires apparaît, d'après BALFOUR (1876), non sur toute la hauteur de la chorde, mais en regard de ses deux tiers dorsaux. La courbe de flexion aurait donc, dès le début, tendance à se serrer davantage du côté dorsal, que du côté ventral; cependant l'influence de la position des fibres musculaires paraît légère, comparée à celle des autres conditions.

b) La conformation du pédicule suffit, à elle seule, à expliquer l'effet particulier du déplacement. Les fibres musculaires en se raccourcissant tirent la tête en arrière et latéralement, mais la partie dorsale de l'embryon, étant plus libre que sa partie inférieure, retenue au vitellus, peut effectuer un parcours plus grand; le dos de la tête, en se dirigeant en arrière, bascule ainsi vers le bas.

Au début, tous les myotomes sont placés derrière le bord antérieur du pédicule (fig. v); *le déplacement latéral est donc réduit au minimum et l'inclinaison dorsale, bien que très légère aussi, est le fait principal*; mais à mesure que la tête se dégage en avant, les myotomes antérieurs déterminent une *oscillation latérale* qui se combine avec la rotation autour de l'axe (fig. VII), mais qui dans la suite prend le pas sur elle.

c) L'élévation du cou au-dessus du niveau horizontal du tronc n'est pas encore très importante au stade G (fig. v), mais son influence n'est pas négligeable. Les fibres tirent la partie céphalique libre vers la région du tronc fixée par l'amarre pédiculaire. Si la tête était dressée à 90°, les myotomes rabattraient directement la face latérale sur le vitellus; mais l'élévation du cou est minime; son retentissement sur le mode du mouvement est donc peu marqué; en tout cas ce n'est pas une torsion qui résulte de cette disposition, mais *un pli* dont l'orientation est perpendiculaire à l'axe du cou relevé.

2° *Le rejet du fond de la courbe du côté de la ligne médiane opposé à la contraction* (fig. VII). L'explication de ce phénomène, qui n'existe pas tout au début du mouvement (N^{os} 10, 11, 12), doit être cherchée dans la situation de la région contractée, entre deux points fixes situés sur la ligne médiane.

Le point fixe antérieur est constitué par l'attache cardiaque du pédicule; c'est autour d'elle que pivote la tête; celle-ci se porte du côté contracté; tandis que la région branchiale postérieure se dirige, au contraire, en sens inverse. Le fond de la courbure est placé, suivant le moment de la croissance, au niveau soit du 4^e, soit du 5^e myotome. La partie postérieure de la courbe revient vers la ligne médiane plus ou

moins vite suivant le degré de laxité de la partie pédiculaire moyenne ; en général elle est de très court rayon au début (fig. VII) et plus allongée ensuite. Chez l'embryon N° 3, à 17°, après une heure et demie de mouvement, la courbe rejoint la ligne médiane vers le milieu du corps. La déviation de la courbe formée par les myotomes contractés prend plus d'ampleur après le stade G, mais c'est toujours la fixation de ses extrémités à la ligne médiane qui oblige la partie moyenne à se rejeter du côté opposé à la contraction.

IV. *Les variétés de mouvement et leurs causes.* — En dehors des changements apportés par la croissance, l'aspect du mouvement se modifie sous diverses influences.

1° *La température.* L'élévation jusqu'à 18-20° détermine une suractivité et une augmentation d'amplitude du mouvement. Les embryons d'été ont un déplacement d'abduction céphalique plus grand que les embryons d'hiver ; il atteint un angle de 10° chez les N°s 5 et 9 et va même jusqu'à 15° chez le N° 1 à une température de 18°, tandis qu'il n'atteint qu'un angle de 6 à 8°, chez le N° 10, au seuil du stade H pour une température de 12°.

2° *Les obstacles mécaniques.* Ce sont le vitellus et les tractus glaireux.

I. *Le vitellus.* — La tête insuffisamment dressée peut frotter contre la boule vitelline. On croyait, au début des recherches, que le contact vitellin existait toujours et modifiait le mouvement ; on lui attribuait l'inclinaison dorsale de la tête ; on pensait que le sommet saillant du prosencéphale, touchant le vitellus, était retardé dans son transport, tandis que la région dorsale, libre de contrainte, s'écarterait davantage en dehors en s'inclinant vers le bas. L'abaissement expérimental du gâteau vitellin au-dessous de la tête permit de reconnaître cette erreur. La persistance de l'inclinaison dorsale, malgré l'absence de contact, mit ce dernier hors de cause et montra qu'elle tenait au conflit de l'embryon avec le pédicule. Le frottement vitellin existe souvent, mais, à ce stade de contraction faible, il arrête plutôt qu'il ne dévie la tête ; il est cependant une cause adjuvante de rotation.

a) *Le type du mouvement à tête fixée.* Il n'est pas rare que la tête, encastrée dans une encoche de la boule vitelline, soit immobilisée. Dans ces conditions, le mouvement prend un aspect spécial (embryons N°s 4 et 6) qui a été schématiquement représenté sur la figure XI par la ligne de la crête dorsale. Il s'agit encore d'une courbure déviée du côté opposé à la contraction ; le retour à la ligne médiane est semblable à celui de la

courbe normale pour la partie postérieure de la flexion ; mais en avant, le pivot se trouve à l'extrémité de la tête au lieu d'être situé au-dessus du bord pédiculaire. On constate, au niveau de la tête, la formation d'une coudure légère, placée sur le plan transverse de la première fente branchiale et du neuromère intermédiaire au trijumeau et au facial. Ce type de contraction entre deux points fixes nous a montré avec netteté le cheminement de l'onde (Voir 3^e et 4^e § de partie A. Physiologie, p. 292).

b) *Le type du transport latéral amoindri et de l'inclinaison dorsale prédominante.* Un contact à peine appuyé, un simple frôlement de la tête sur le vitellus, surtout à l'apparition du mouvement, réduit le déplacement sans l'empêcher et parfois ne gêne que le retour (N^o 2). Il favorise l'inclinaison dorsale par le mécanisme précédemment indiqué, auquel j'avais d'abord rapporté le déterminisme de tous les cas de rotation autour d'un axe longitudinal (N^o 7).

II. *Les tractus glaireux. Le type de l'embryon renversé.* — Les filaments glaireux maintiennent parfois l'embryon renversé sur l'un des flancs. Dans ces conditions, le mouvement du côté qui touche le vitellus, ne peut donner toute son ampleur ; et celui de l'autre côté, bien que plus apparent, est aussi limité par la pression de la glaire qui a provoqué le renversement. L'embryon N^o 8 (fig. XI) est dans cet état ; la visibilité plus grande des myotomes gauches, tournés vers le haut et la limitation du déplacement céphalique, sont des circonstances favorables à l'appréciation du siège de la contraction.

4^o *La durée de la mobilité au stade G.*

L'estimation exacte de cette durée est difficile. Elle n'offre du reste d'intérêt que pour une température donnée ; car celle-ci est le grand facteur d'accélération ou de ralentissement de la croissance et de l'activité musculaire.

La rapidité avec laquelle s'étend le territoire contractile chez les embryons d'été témoigne de la vitesse du développement myotomique. En une demi-heure, nous voyons, à 17°, chez le N^o 2, la contractilité parvenir jusqu'au 8^e myotome ; et au bout d'une heure à 16°, le N^o 4 montre une onde propagée jusqu'au 9^e segment post-auriculaire.

Les embryons d'hiver (N^{os} 11 et 12), placés à une température voisine de la normale (14 et 15°), ont une activité bien plus ralentie ; en 17 heures, le transport de la tête n'a encore acquis que la valeur approximative de la saillie oculaire ; il est vrai (Voir rythme : influence des anté-

cédents, p. 288) que ces embryons ont été affaiblis pour avoir subi huit jours auparavant l'influence prolongée d'une température trop élevée (22°). Nous n'avons pas surpris chez l'embryon N° 10 la première contraction; mais la déviation latérale au bout de sept heures seulement d'examen, à 12° de température, montre un angle de 6 à 8°; c'est à ce moment que nous constatons la disposition en cupule, concave en dehors, de la plaque auditive, qui dénonce le stade H.

L'apparition de la deuxième fente branchiale est le seul caractère qui marque sans conteste le début du stade H. Aucun embryon n'a été fixé juste à ce moment; mais nous pouvons estimer la date approximative du phénomène par la comparaison de deux embryons étudiés latéralement sur les figures v et xvi. Le premier montre déjà la lueur indécise de la 2^e fente; il est encore inerte, mais au seuil des mouvements. Le second est de la première moitié du stade H, sa 2^e fente est petite, mais très nettement éclairée et délimitée; nous avons décrit ses premières manifestations, observées deux heures environ après le début du mouvement (Voir N° 1, S III), et il a été fixé douze heures après elles. Les changements effectués pendant ce laps de temps, à une température de 16-18°, sont considérables. L'aspect des faces dorsales (fig. III et XIII) est aussi différent que celui des faces latérales.

La numération des métamères apporte ici quelque précision en raison de la transparence des tissus. L'embryon III (Anatomie), de la fin du stade G, a 20 protovertèbres; l'embryon S III (Anatomie) du stade H, en a 29. Nous avons vu le N° 8 (Embryon *f*, vivant), figuré près du début des mouvements (fig. XIII), posséder 22 segments et le N° 2 (Embryon I², vivant), après une demi-heure de mobilité, en avoir 23 (fig. VIII). Malgré que le nombre de segments puisse subir, pour un même degré de développement général, quelques variations, cependant nous constatons une certaine concordance entre les chiffres énoncés et les intervalles de temps constatés depuis l'apparition de la mobilité.

Nous sommes ainsi amenés à considérer qu'à la température de 16 à 18° C., le temps pendant lequel les mouvements peuvent être considérés comme du stade G, ne dépasse pas 2 heures, et que, par conséquent, l'observation du N° 1 concerne le mouvement au seuil du stade H. A une température inférieure à la moyenne, à 12° par exemple, comme chez le N° 10, la durée de la mobilité au stade G est au moins quatre fois plus longue; mais nous manquons d'informations pour la mesurer exactement.

CHAPITRE III

Le stade H.

§ I. — DESCRIPTION DES EMBRYONS

I. — Caractères anatomiques

A. L'embryon S III : 1° La face latérale droite (fig. XVI) (p. 305) ; 2° La face dorsale (fig. XVII) (p. 308) ; 3° La face ventrale (fig. XVIII) (p. 310). — B. L'embryon F (fig. XIX *a* et *b*, pl. XX) : 1° Le tube nerveux (p. 312) ; 2° Le bourgeon caudal (p. 316) ; 3° Les myotomes occipitaux et la limite de la tête (p. 317) ; 4° Le pronéphros (p. 320) ; 5° Le pédicule (p. 322). — C. Comparaison de ces embryons avec les types classiques : 1° Le type de BALFOUR (*Pristiurus*) (p. 322) ; 2° Le type de H.-E. et F. ZIEGLER (*Torpedo*) (p. 323).

Les deux embryons que nous allons examiner appartiennent à la partie moyenne du stade ; étudiés *in toto* par des méthodes différentes, ils se complètent l'un l'autre.

N° 1. L'EMBRYON S III (fig. XVI-XVIII).

Il a fait le sujet de l'observation N° 1 au stade G et fut fixé au formol neutre à 10 p. 100 12 heures après cet examen, c'est-à-dire 14 heures environ après le début du mouvement, à une température de 16 à 18°.

Ses caractères morphologiques ont été consignés sur trois dessins qui représentent : 1° la face latérale droite, vue en transparence (fig. XVI) ; 2° la face dorsale observée en lumière réfléchie (fig. XVII) ; 3° la face ventrale regardée en lumière transmise (fig. XVIII).

1° *La face latérale droite* (fig. XVI) est observée presque directement, le ventre à peine soulevé. La face latérale gauche de l'embryon III du stade G (fig. v), à laquelle il est intéressant de la comparer, est au contraire regardée d'un peu haut.

L'embryon S III, dessiné au même grossissement que l'embryon III du stade G, après une fixation semblable, montre par rapport à celui-ci une augmentation notable de volume. Il mesure 3 mm. 9 de long au lieu de 2 mm. 8. La croissance semble avoir été très rapide ; cependant, pour apprécier avec exactitude la valeur d'un développement, on ne peut tirer un argument rigoureux de la seule mesure des longueurs et l'augmentation de volume doit être corroborée par le développement plus avancé des organes. Nous constatons en effet celui-ci ; les changements sont particulièrement grands aux deux extrémités du corps.

La tête, plus courbée, s'est allongée, et porte plus loin et plus bas l'extrémité antérieure. Son plan ventral, qui était précédemment horizontal, est devenu nettement concave en bas. L'archencéphale montre, au-dessus et en avant de l'œil, une encoche superficielle, qui est le premier indice, sur le profil, de sa division en prosencéphale et mésencéphale. La vésicule antérieure reste encore la partie la plus avancée ; elle porte les yeux qui ont subi une légère ascension sur les parties latérales par rapport à la limite inférieure de la tête. Au-dessus de la tache sombre de l'œil, percée de la lumière centrale du cristallin, on aperçoit justement l'espace lumineux de la cavité archencéphalique. Le mésencéphale a acquis, dès maintenant, une saillie particulière qui va de venir

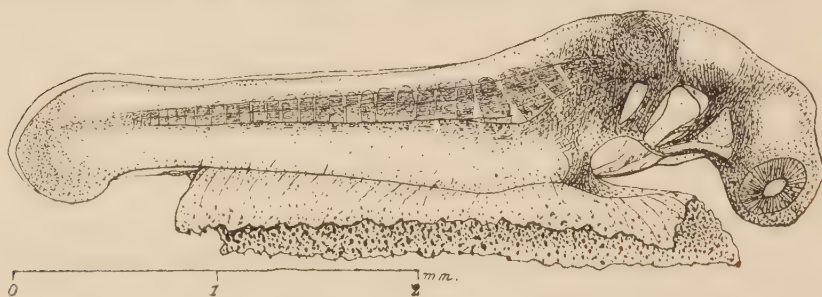


FIG. XVI. Embryon *SIII* (N° I, Anatomie du stade II, déjà figuré vivant à la 2^e heure du mouvement, fig. VII) fixé à la 14^e heure du mouvement. Face latérale droite vue en transparence.

de plus en plus grande. La disposition du rhombencéphale reste assez voisine de celle de la figure v ; les mêmes éléments s'y rencontrent ; mais la tache sombre de la plaque trigéminale s'est étendue vers l'œil et au-devant de la première poche branchiale.

Cette première poche est, parmi les trois fenêtres éclairées, situées sur le parcours de la région bucco-pharyngienne, celle du milieu, la plus large, la plus brillante. La cavité mandibulaire ou deuxième somite de VAN WYHE, qui descend dans l'épaisseur du premier arc, est révélée par la fenêtre antérieure ; elle s'est aussi grandement développée et pourrait être confondue, si l'on ne faisait attention, avec une poche branchiale ; on la voit complètement circonscrite dans ses parties dorsale et latérale par la plage nerveuse du trijumeau. Au-dessus de la poche branchiale N° 1 nous ne trouvons, dans le cerveau, comme au stade G, qu'un espace clair d'où ne dérive actuellement aucune formation spéciale. La poche branchiale N° 2 est étroite, allongée verticalement et cependant moins longue que la fente N° 1 ; au-dessus d'elle, nous voyons une large tache

sombre, prolongée en bas dans les arcs qui encadrent la fente, et qui montre la place du placode acoustique ainsi que des épaisissements nerveux du facial et du glosso-pharyngien. Le développement des plages ganglionnaires trigéminal et faciale peut être heureusement suivi sur les reconstructions de DOHRN (1907, pl. XI), malgré que les silhouettes d'ensemble des embryons reconstruits laissent à désirer.

L'obscurité se prolonge en arrière de cette deuxième poche jusqu'aux myotomes cervicaux et l'on n'aperçoit dans cette plage foncée, à un éclairage très intense, qu'une faible lueur, située au-dessus de la paroi postérieure du cœur, au-dessous et en arrière de la fente N° 2. Peut-être cette demi-teinte légère indique-t-elle déjà l'ébauche de la troisième fente ?

Le large développement de la région pharyngienne antérieure, où les spécialisations sont déjà avancées, et le faible volume, en comparaison, de la région cardiaque sont les causes déterminantes de la situation reculée et basse des 2^e et 3^e poches branchiales à leur naissance. Les lieux d'origine de ces poches, vus sur les figures v (pour la 2^e fente) et xvi (pour la 3^e), sont presque identiques, au-dessus de la paroi postérieure du péricarde. Mais à mesure que leurs contours s'affirment et qu'elles deviennent plus apparentes, les poches branchiales se déplacent en haut et en avant ; leur migration est l'effet combiné de leur croissance propre, de l'allongement concomitant de la tête et de la dilatation très importante et très rapide de la région cardiaque. Cette migration s'aperçoit par l'examen des figures v, xvi, xix, xxxviii. On constate sur cette dernière que la 4^e fente apparaît, au contraire des précédentes, au-dessus et au milieu de la face dorsale du péricarde, devenu volumineux.

En arrière du placode auditif peuvent se compter les myotomes. Sur le versant descendant de la tête, on aperçoit quatre territoires musculaires du côté droit (fig. xvi). Les deux premiers myotomes sont situés dans un espace obscur placé derrière l'oreille ; la première ligne intermétamérique est à peine visible ; la seconde est déjà très lumineuse. Le 4^e myotome est de tous le plus large, mais il présente assez nettement une ligne foncée verticale qui semble l'indice d'une subdivision. Le 5^e myotome commence la série horizontale du tronc, région où les muscles nettement visibles présentent un volume décroissant d'avant en arrière. Le myotome placé au-dessus du bord postérieur du pédicule est le 22^e. On compte sept divisions métamériques dans la moitié antérieure de la région post-pédiculaire ; ce qui donne pour tout le corps *un total de 29 myotomes* en arrière de l'oreille.

Si l'on retourne l'embryon et qu'on regarde la face latérale gauche en transparence, sous une lumière très oblique, on voit, d'une façon plus nette qu'à droite, les indices d'une subdivision des myotomes de la rampe cervicale ; elle se montrera plus nette encore chez l'embryon F, décrit plus loin ; ici, les deux premiers myotomes métotiques sont simples, le 3^e est dédoublé et le 4^e paraît triplé.

Une autre remarque peut être faite, c'est qu'à mesure que l'on remonte la rampe cervicale, les myotomes sont moins hauts ; les premiers sont au ras la chorde ; ils sont aussi moins sombres, donc moins épais. Dans la région moyenne, pédiculaire, les muscles encadrent le tiers inférieur du tube nerveux et sont un peu plus élevés en avant qu'en arrière. Une ligne sombre, longitudinale, indique assez nettement la limite qui existe entre la moelle et la chorde et une ligne plus sombre indique le bord inférieur de celle-ci. Les myotomes descendent de plus en plus bas à mesure qu'ils sont plus antérieurs, mais ils ne dépassent pas cependant le 1/3 supérieur de la paroi abdominale. Au niveau des 4^e, 5^e et 6^e myotomes, c'est-à-dire au fond de l'ensellure dorsale, on voit entre les prolongements ventraux des somites, ou plaques latérales, et les plaques vertébrales sus-jacentes, un espace clair, qui se prolonge dans les intervalles clairs intermétamériques plus larges en cet endroit.

On aperçoit le cœur, dans le péricarde, comme un tube rectiligne qui s'élève dans la direction de la première poche branchiale. Le 2^e myotome visible surplombe le coin postérieur de la cavité péricardique. En arrière de celle-ci, monte du pédicule vers les 3^e et 4^e myotomes une large traînée sombre qui sépare l'abdomen de la région cardio-branchiale.

Dans l'extrémité caudale, toujours très obscure, on ne distingue pas le passage du canal neurentérique ; mais on aperçoit nettement, au-dessus de la chorde, le tube nerveux légèrement dilaté à sa terminaison et, au-dessous, le prolongement, dit caudal, de l'intestin. La ligne inférieure de celui-ci est en continuité avec la paroi ventrale abdomino-pédiculaire, *sans aucune inflexion vers l'ectoderme*.

Le pédicule s'est rétréci dans le sens longitudinal, relativement à la longueur de l'embryon ; en effet, la face inférieure du cœur est dégagée et l'extrémité postérieure du corps est plus longue que chez l'embryon III du stade G (fig. v), mais l'embryon est à peine plus élevé au-dessus du vitellus, bien que les parois vitellines montrent actuellement la forme d'un toit, au sommet duquel l'animal est placé.

2° *La face dorsale.* La comparaison de la figure XVII avec la figure III

du stade G révèle de profonds changements. La partie antérieure de la tête montre la succession étagée des trois vésicules cérébrales et, sur les côtés du prosencéphale, la saillie plus accusée des globes oculaires. La région antérieure du rhombencéphale se projette comme une proéminence étroite dans le cadre plus large du mesencéphale ; le trait qui la circonscrit en avant répond, dans la profondeur, à l'ébauche de la fissure rhombo-mésencéphalique et, superficiellement, à l'apparition précoce du pli du même nom ; la languette médiane antérieure de la proéminence occupe la place où se développera plus tard le cervelet. En arrière d'elle, sur la partie médiane, le toit épendymaire est resté assez mince pour qu'on aperçoive, entre les parois latérales épaisses, la partie moyenne de la cavité ; la fenêtre transparente ainsi formée, allongée dans le sens longitudinal, se termine au niveau du tiers antérieur des placodes acoustiques.

Les bords du cerveau postérieur présentent trois sillons, qui jalonnent quatre renflements neuromériques. Le renflement antérieur correspond à l'origine postérieure du trijumeau, c'est-à-dire à celle du nerf maxillo-mandibulaire et du ganglion de Gasser ; on voit sur la figure XVI le prolongement nerveux descendre derrière la cavité mandibulaire au-devant de la première poche branchiale, tandis que la portion antérieure ou thalamique de la 5^e paire passe en avant de la cavité mandibulaire et se prolonge jusqu'au-dessus de l'œil. Le renflement cérébral qui suit (à droite sur la figure XVII) correspond au 3^e neuromère de Locy (1894-95) et de H.-V. NEAL (1898), sans nerf dorsal. En arrière de lui sont les neuromères du facial et du glosso-pharyngien.

La plaque labyrinthique a changé de forme ; son bord dorsal présente maintenant une concavité externe, premier indice de la disposition en cuvette qu'elle prendra plus tard. Ses rapports aussi sont différents ; la figure III montrait le croissant appliqué sur la saillie du facial, actuellement la plaque a reculé et se trouve intermédiaire entre le neuromère du facial et le suivant, le centre de sa convexité nouvelle se place dans le sillon inter-neuromérique. Le fait de ce recul a été signalé par Locy (1894) et confirmé par KUPFFER (1905, p. 163).

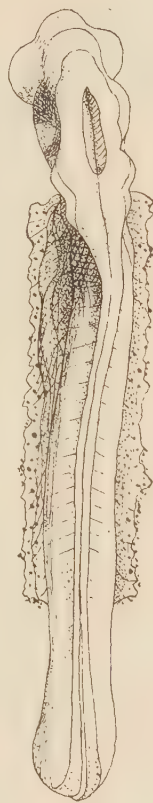


FIG. XVII. Embryon *SIII* (N° I, Anatomie du stade H), l'axe dorsale, en lumière réfléchie. (Voir fig. XVI et VII).

D'après la figure XVII, le 4^e neuromère, visible extérieurement, devrait être considéré comme celui du glosso-pharyngien et l'acoustique n'aurait pas encore dans ce cas de renflement particulier. LOCY (1894) rattache la VIII^e paire au neuromère du glosso-pharyngien, tandis que NEAL (1898) admet son origine commune avec le facial. Nous prendrons une détermination à ce sujet après avoir étudié l'embryon suivant.

En avant du neuromère trigéminale aucun renflement net n'indique encore l'apparition du premier neuromère trochléaire ou cérébelleux et l'angle latéral antérieur du rhombencéphale n'est pas encore visible.

Entre les deux derniers renflements postérieurs, le toit épendymaire, plus opaque qu'au niveau de la fenêtre antérieure, demeure encore mince ; au-dessus de la ligne médiane, en lumière transmise, le canal épendymaire s'aperçoit comme une traînée brillante, dont l'épaisseur égale celle des parois qui le bordent.

Un liseré limbique léger s'élève sur la moitié postérieure du tronc, s'accroît au-dessus et en arrière de la queue, puis cesse au-dessous du bourgeon terminal pour reparaître entre lui et le pédicule (fig. XVI et XVII).

Le tronc présente dans le sens vertical, de haut en bas, trois étages successifs de plus en plus larges : la région médullaire dorsale, la région chordo-myotomique et la région abdominale. La première, étroite en avant, s'élargit et s'élève en arrière ; la seconde descend comme un toit vers la région abdominale et celle-ci, un peu plus dilatée, s'étend jusqu'au plancher vitellin ; on l'aperçoit sur le côté gauche de la figure XVII.

En regardant par transparence la région des myotomes à son union avec la paroi abdominale, quand le même embryon est redressé aux trois quarts, on aperçoit, en regard des 7^e, 8^e et 9^e myotomes, comptés comme si le segment du bas de la rampe cervicale était le 4^e, une traînée plus sombre, signe manifeste d'un épaississement longitudinal ; elle correspond aux premiers rudiments du *pronéphros*, que BURLAND (1914) a trouvés chez des embryons de *Scylliorhinus canicula* possédant 24 ou 25 protovertèbres.

3° *La face ventrale.* La figure XVIII a été dessinée, sur l'embryon vu par transparence, pour démontrer qu'il n'existe plus à ce stade d'ouverture ventrale de la cavité endodermique et que, d'autre part, aucun épaississement anal n'est encore formé. L'orifice qui existait au stade G a disparu ; la jonction des parois ventrales s'est effectuée d'arrière en avant, sur la région post-pédiculaire, suivant le mode signalé par

SCHWARZ (1889, p. 194, fig. 1 et 2) chez *Torpedo*. La figure XVIII précise le fait que l'anوس, ou mieux l'ouverture cloacale, qui se formera plus tard, ne peut être un reste de la fente primitive et ne tire pas son origine de la lèvre ventrale du blastopore, plus ou moins modifiée, ainsi que l'admet F. MAURER (1902, p. 212) d'après les travaux de KATSCHENKO (1888) ; le cloaque est une formation nouvelle, secondaire, dont nous verrons apparaître l'ébauche, au niveau du bourgeon terminal, sur l'embryon suivant. On aperçoit, par transparence, sur la figure XVII, en arrière de l'attache vitelline, à travers l'ectoderme et l'endoderme non épaissis, l'intestin désigné à tort sous le nom de caudal, puisque la queue n'existe pas encore ; il s'ouvre à plein canal, en avant, dans la cavité digestive sus-pédiculaire. Celle-ci n'est vue dans la boutonnière médiane formée par les parois latérales de l'abdomen qu'à travers la membrane endodermo-vitelline. On peut enlever tous les granules de la face inférieure de cette membrane sans la rompre (fig. XVIII) ; elle est horizontale, mais placée au sommet d'un petit talus (fig. XVI) formé par le jaune.

Les particularités déjà décrites à propos de la face latérale de la tête peuvent être reconnues ici, malgré l'orientation différente de l'embryon ; les trois fenêtres mandibulaire et branchiales sont faiblement éclairées ; on ne peut guère soupçonner le cristallin, mais on distingue la position des trois vésicules cérébrales, et la comparaison avec la figure XVI permet de situer exactement les noyaux nerveux. On remarque entre l'extrémité dorsale du placode auditif et les origines de la VII^e et de la IX^e paires, au niveau de la crête ganglionnaire, un petit intervalle clair.

Derrière la saillie tombante du prosencéphale, entre les deux arceaux mandibulaires, se trouve un enfoncement ; le *golfe buccal*. Sur notre embryon il est beaucoup plus important que la simple échancrure marquée sur la figure H de BALFOUR (1876, pl. VIII). L'épiderme forme, de chaque côté, un pli transparent qui approfondit le recessus. Le fond de celui-ci présente trois lignes foncées qui correspondent : les latérales à la partie inférieure de l'arc mandibulaire, la médiane au raphé sagittal.



FIG. XVIII. Embryon *SIH* (N° I, Anatomie du stade H). Face ventrale regardée en lumière transmise. (Voir fig. XVII, XVI, VII).

N° 2. L'EMBRYON F (fig. XIX, XIX bis et pl. VII).

Après l'observation des mouvements faite à une température de 18° environ, la coque fut ouverte et l'embryon fixé sur place, au pôle dorsal de la boule vitelline, avec un mélange à parties égales de liqueur de Zenker et de formol à 20 p. 100. Nous n'avons pas fait état de ses mouvements dans la partie physiologique ; nous les résumerons ici en quelques mots : le déplacement, bilatéral, est d'un type longtemps régulier sur le mode : contraction D, 'pause ; contraction G, pause ; chacun

de ces mouvements dure un temps à peu près égal, et leur ensemble s'effectue en deux secondes environ.

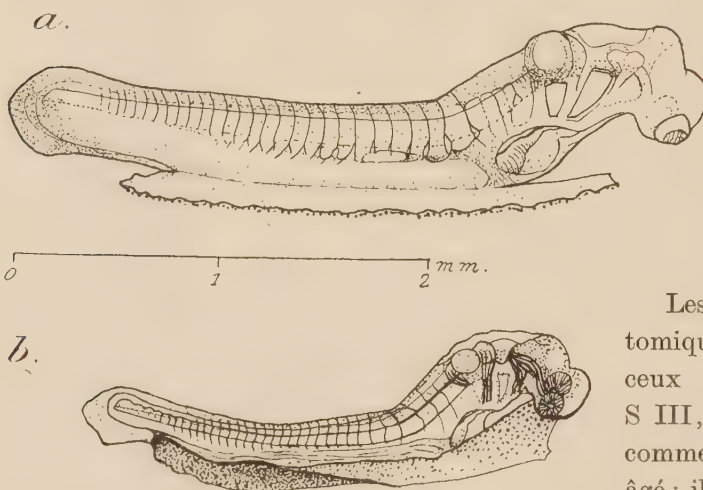


FIG. XIX. Embryon F (N° II, Anatomie du stade H). Face latérale droite vue : a) après la fixation au mélange formol-zenker et passage dans l'alcool à 70° ; b) après inclusion dans le Baume du Canada. (Voir aussi pl. VII.)

Les caractères anatomiques, voisins de ceux de l'embryon S III, le désignent comme un peu plus âgé ; il a été examiné, après sa fixation, à trois moments différents :

1° Après son passage dans l'alcool à 70°, il possède 3 mm. 3 de longueur et on peut estimer qu'à l'état frais il possédait 1 mm. de plus : 4 mm. 3. Le résultat de cette première inspection est la figure XIX a. La liqueur de Zenker rend les tissus opaques et les organes internes sont ici moins faciles à repérer qu'après la seule action du formol.

2° L'inclusion dans le baume du Canada lui donne une grande transparence et permet une meilleure définition de ses parties sombres ; d'un autre côté, elle diminue la valeur et le relief des organes superficiels en faisant disparaître les contrastes d'ombre et de lumière qui les soulignent primitivement. La déshydratation complète provoque un rétrécissement considérable de volume et réduit la longueur totale à 2 mm. 4. La figure XIX b, traitée un peu schématiquement, montre les particularités reconnues au microscope binoculaire par ce procédé.

3° Enfin l'embryon est immobilisé entre lame et lamelle dans une cellule pour être observé à de plus forts grossissements et photographié. Nous donnons, planche VII, 5 photographies agrandies 51 fois par rapport à l'objet inclus et 28 fois par rapport aux dimensions de l'embryon vivant ; leur mise au point est faite, de 1 à 4, à un dixième de millimètre environ de distance, en procédant de la surface vers la profondeur, et sous un verre jaune ; la 5^e photographie, hors série, est obtenue à travers un verre bleu foncé qui donne une définition d'ensemble plus précise.

Voyons d'abord les caractères généraux qui fixent le moment de l'ontogénèse. Très nettement, par rapport à l'embryon III du stade G (fig. v), la tête est plus relevée ; le tronc s'est allongé ; la tête et le cou sont maintenant contenus plus de deux fois et demi dans la longueur du corps. En comptant provisoirement quatre myotomes post-auriculaires, jusqu'au bas du versant cervical, ainsi que nous l'avons fait pour l'embryon précédent, nous obtenons un total de 30 segments musculaires, au lieu de 29 trouvés chez S III. L'attitude est plus élancée que chez ce dernier ; la seconde fente branchiale est plus grande et mieux marquée ; le prosencéphale reste la partie proéminente de la tête. La cavité péricardique est plus ample. La cavité mandibulaire est légèrement amoindrie. La 2^e fente s'est avancée, et nous voyons, en arrière d'elle, une lueur indécise qui n'est pas une 3^e fente, mais qui annonce sa venue prochaine ; elle surplombe le cœur au lieu d'être réléguée, comme chez S III, en arrière du plan postérieur du péricarde (fig. xvi). Sur les photographies les fentes, comme toutes les régions transparentes de l'embryon, ont perdu de leur éclat et sont moins bien encadrées que sur la figure XIX, en raison de la grande luminosité générale de la préparation. L'attache pédiculaire sur la figure XIX *a* mesure d'avant en arrière 1 mm. 6 pour une longueur de 3 mm. 5, c'est-à-dire qu'elle s'étend, chez l'embryon F comme chez l'embryon S III, sur la moitié environ de la longueur totale.

Examinons maintenant les régions les plus denses, que l'inclusion dans le baume a éclaircies, et qui sont représentées sur la pl. VII et la fig. XIX *bis*.

1° *Le tube nerveux* montre avec une netteté particulière l'épaisseur de ses parois et la forme de ses contours. Les parois se présentent sous l'aspect de deux bandes foncées que l'on peut suivre d'un bout à l'autre de l'animal, en remarquant leurs circonvolutions antérieures.

Sur le prosencéphale, se projettent les deux vésicules oculaires ; la droite se trouve placée plus bas que la gauche, à cause d'une légère torsion, vers la gauche, de l'extrémité céphalique ventrale ; les lentilles cristalliniennes projettent deux petites lueurs arrondies. On aperçoit en avant de l'œil gauche un croissant clair, qui signale la présence de la chambre prosencéphalique. Sa paroi antérieure est sombre, sauf devant l'œil droit ; en cette place, elle devient manifestement plus claire et renflée, c'est la région du *neuropore*. Aucun canal n'y est visible ; il existe seulement une plaque épaisse, au niveau de laquelle l'ectoderme n'est pas encore différencié et qui montre en son centre, tant du côté externe qu'interne, un approfondissement localisé. Au-dessus des yeux, le sillon de séparation des deux premières vésicules cérébrales est profond, de sorte que le pli,

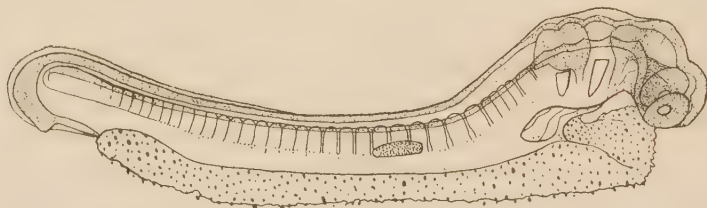


FIG. XIX bis, Figure reproduisant les principaux traits d'organisation de l'embryon F, représentés sur les photographies de la Pl. VII, et concernant les neuromères cérébraux, le bourgeon caudal, les myotomes métotiques, le pronéphros.

de chaque côté duquel se formeront plus tard, l'épiphyse en avant, la commissure postérieure en arrière, est déjà bien marqué ; il l'est bien davantage que ne le montre la coupe médiane d'un *Acanthias* de 7-8 mm. et de 50 protovertèbres, donnée par KUPFFER (1905, p. 72, fig. 86). Le même auteur ne figure du reste sur un *Acanthias* de 4 mm. de long et de 30 protovertèbres (p. 69, fig. 83), c'est-à-dire de même stade que l'embryon de *Scylliorhinus* actuellement décrit, aucun indice de division de l'archencéphale.

Le mésencéphale présente une lumière très nette ; sa limite postérieure dorsale est bien indiquée par un sillon rhombo-mésencéphalique plus net encore que chez l'embryon S III ; aucune division neuromérique n'est visible sur son parcours.

Le rhombencéphale, au contraire, montre dans sa partie antérieure, une série de dilatations ampullaires très nettes qu'il importe de définir. Les lignes sinueuses représentent sans aucun doute la partie dorsale et la partie ventrale du tube, car la torsion légère de l'extrémité prosencéphalique vers la gauche se limite à la partie descendante de la tête. Le

toit et le plancher nerveux sont figurés par un trait sombre, car ils interceptent la lumière sur toute l'épaisseur du cerveau, tandis que les parois latérales sont relativement plus claires, parce qu'elles sont examinées de face et que leur projection se fait dans la direction de la cavité centrale ; mais ces parois même présentent en leur milieu une tache plus foncée, qui indique une augmentation latérale d'épaisseur et de densité. Nous trouvons 4 vésicules rhombomériques, dont la longueur va en diminuant d'avant en arrière. La première commence au niveau de l'échancrure dorsale superficielle qui limite en arrière le mésencéphale. L'ectoderme qui était appliqué jusque-là à la paroi nerveuse mésencéphalique s'en détache, au-dessus du toit rhombencéphalique, et suit son chemin à distance des ondulations sous-jacentes du cerveau. Très nettement les origines postérieures du trijumeau se font au niveau du premier neuromère visible, sur toute sa longueur ; la compacité des tissus est plus grande sur la paroi inférieure du cerveau qu'au niveau de ses parois latérales, ce qui peut signifier qu'un épaissement placodique est déjà constitué. On voit aussi un voile sombre monter jusqu'à la crête nerveuse, siège de l'origine ganglionnaire de la V^e paire ; ce voile obscurcit la région du 1^{er} neuromère, mais il dépasse, en avant, le pli rhombo-mésencéphalique et coiffe le tiers supérieur du mésencéphale ; il marque l'origine ganglionnaire antérieure ou *thalamique* de la V^e paire, à l'extrémité la plus avancée de la crête neurale. La portion thalamique est loin de couvrir à ce stade tout le mésencéphale, jusqu'à l'œil, comme il est indiqué chez *Acanthias* (NEUMAYER, 1906, p. 589), mais il est possible d'affirmer la présence du nerf ophtalmique profond, (racine nerveuse du premier segment de VAN WYHE [1882]), qui se montre sous l'aspect d'un trait foncé se dirigeant au-dessus de l'œil. En arrière de celui-ci, les deux traînées sombres des nerfs maxillaire supérieur et mandibulaire s'aperçoivent à cheval sur la cavité mandibulaire.

On ne trouve, à la limite antérieure du neuromère trigéminal, aucune trace d'un autre neuromère, ni sous l'apparence d'une dilatation spéciale, ni sous forme d'un épaissement quelconque. En arrière de lui une seconde dilatation s'aperçoit au-dessus de la première poche branchiale ; elle n'est obscurcie par aucune expansion nerveuse.

Nous arrivons maintenant à un large massif tout à fait sombre, où néanmoins se distinguent deux neuromères ; le premier appartient sans conteste au facial, car le long de sa paroi ventrale se détache un ruban, très foncé, qui descend en diminuant de largeur dans l'arc hyoïdien jusqu'à

mi-hauteur de celui-ci. Le deuxième se trouve au-dessus de la 2^e poche branchiale. Est-il acoustique, ou appartient-il au glosso-pharyngien ? telle est la question. Sans l'aide des coupes, on ne peut se prononcer avec certitude ; cependant nous avons des éléments intéressants d'information. L'examen de la préparation, sous diverses incidences de lumière, prouve que le placode auditif est situé, comme chez l'embryon précédent (fig. XVII), entre les deux neuromères signalés. Le bord postérieur du massif sombre a une direction très nette ; il part de la limite postérieure du dernier neuromère en haut, s'en éloigne et se dirige, en arrière de la 2^e fente, à l'entrée de l'arc premier branchial ; cette partie postérieure représente donc, de manière indubitable, l'origine ganglionnaire du glosso-pharyngien. Le bord inférieur du massif nous montre, d'autre part, trois échelons : l'antérieur le plus bas, correspond au facial ; le postérieur le plus haut, correspond à la IX^e paire ; le moyen appartient au placode de l'acoustique. Nous n'avons donc que deux neuromères pour trois nerfs. Si l'on se base sur le seul aspect topographique révélé actuellement par l'examen externe, on a tendance à considérer le dernier neuromère comme acoustique ; car la IX^e paire débordé nettement ce neuromère en arrière, tandis que le placode acoustique lui correspond plus directement. Mais si l'on suit l'évolution des neuromères depuis le stade G, on voit le renflement postérieur de la IX^e paire commencer avant que le placode ait quitté la région du facial (fig. III) et l'on pense que l'acoustique vient s'interposer secondairement entre les VII et IX^e paires. Il paraît donc légitime de penser que la VIII^e paire n'est encore représentée que par sa plaque ectodermique, et n'a point de neuromère particulier.

Derrière le 4^e neuromère, les parois dorsale et ventrale du tube nerveux ne sont plus sinueuses ; la lumière qu'elles encadrent diminue progressivement de diamètre, jusqu'au niveau de la partie postérieure du tronc ; cependant elle est encore large et presque cylindrique sur tout le parcours de la région métotique. C'est la région postérieure du tronc qui a la lumière la plus étroite, sauf à sa terminaison, où le tube s'élargit et forme une cavité un peu plus spacieuse.

2^o *Le bourgeon caudal* permet d'apercevoir le canal neurentérique dont la courbe, très régulière, présente un long détroit en arrière de la chorde. La chorde elle-même a l'aspect d'une baguette rigide, mais la paroi médullaire ventrale qui la surmonte présente, à sa terminaison, un épaissement qui cause le relèvement dorsal de la lumière du tube nerveux avant sa jonction au canal neurentérique. Celui-ci débouche dans

un intestin post-pédiculaire très ample, dont la cavité se développe en avant par la descente graduelle de sa paroi postérieure vers l'ectoderme. Ces détails, déjà bien visibles sur les photographies, sont d'une plus grande netteté encore sur la préparation elle-même. On y voit la paroi endodermique inférieure en continuité directe avec la paroi abdominale de la zone pédiculaire ; les quelques sinuosités que montre la photographie N° 1 ne sont qu'un cas particulier ; elles sont presque effacées sur la photographie N° 2 ; la préparation prouve qu'en aucune partie de son trajet l'endoderme ne forme une papille avec l'ectoderme.

Cependant, au-dessous de la masse cellulaire commune du bourgeon terminal, qui constitue le centre de croissance où vont s'élaborer les tissus de la queue, on aperçoit une saillie, dont le sommet interrompt la partie ventrale du limbe. *Cette saillie représente l'ébauche de la papille cloacale encore incluse dans le bourgeon terminal.* Le fait de cette origine, qui peut être seulement soupçonné, grâce aux constatations actuelles, se trouve confirmé par les observations ultérieures, faites au cours du stade I, qui montrent l'avancée graduelle de la proéminence signalée et sa transformation progressive en papille, puis en poche cloacale. *La queue n'est donc pas constituée au stade H* et le segment post-pédiculaire représente alors uniquement la région postérieure du tronc.

3° *Les myotomes de la région métotique (ou occipitale) montrent des indices non douteux de division ;* leur multiplication semble en rapport avec l'allongement du cou. Nous avons déjà noté, sur l'embryon S III, que le côté gauche de la rampe cervicale, vu par transparence, présentait dans ses deux myotomes inférieurs les ébauches foncées d'une subdivision en deux ou même en trois parties, et que le côté droit de cette rampe montrait aussi les indices d'une division du 4^e segment postauriculaire (fig. XIV). Nous arrivons ici à nous convaincre de la présence de 7 somites, dans la partie cervicale ascendante. Qu'il y ait multiplication des segments musculaires, cela ressort avec évidence de l'examen des quatre photographies de l'embryon F. D'abord nous apercevons que, par rapport à l'embryon S III (fig. XVI), la région cervicale de F est plus longue ; prenons, en effet, comme point de repère, l'angle qui sépare la partie horizontale du tronc de sa partie ascendante, chez les deux embryons, et comptons comme dernier myotome de la rampe celui qui est antérieur à cet angle ; c'est le plus volumineux des segments qui remontent vers l'oreille ; nous voyons chez S III qu'il est contenu quatre fois dans l'espace situé entre l'angle dorsal du tronc et le placode acoustique, tandis

que chez F nous trouvons, dans le même intervalle, la place de 5 somites semblables au dernier de la série cervicale. Nous constatons la présence de ces 5 somites, dont le premier est difficile à délimiter. De plus nous distinguons principalement dans la photographie N° 5, que les segments N° 3 et 4, qui précèdent le dernier, offrent une division en deux parties et, si nous examinons les autres photographies, nous retrouvons les mêmes traces de division. Au lieu de 5 segments, nous pouvons donc estimer qu'il existe dans la rampe cervicale 7 somites dont 4 résultent du dédoublement des 3^e et 4^e segments primitifs. Nous observons que ce sont les myotomes intermédiaires aux extrêmes de la rampe qui subissent le dédoublement, tandis que les premier et dernier somites de cette région ne paraissent pas modifiés. Le résultat de cette multiplication est de reculer le numéro du premier myotome horizontal placé en arrière de la région cervicale ascendante : il se classe dès lors comme 8^e *somite postauriculaire*.

Au point de vue de la constitution définitive de la région occipitale et du mode de formation de la tête, ces faits de dédoublement précoce ont une grande importance ; ils permettent d'expliquer l'augmentation de nombre des somites occipitaux, sans imaginer comme l'a fait BRAUS (1899), un glissement en avant des somites postérieurs. L'examen externe nous permettra plus tard d'observer, jusqu'à la fin du stade K, c'est-à-dire jusqu'à l'apparition du membre antérieur, l'évolution anatomique des somites intercalés ; parallèlement à celle-ci, nous suivrons l'allongement du cou, la diminution de l'ensellure dorsale, l'agrandissement de la cavité péricardique, le recul du bord pédiculaire antérieur, la formation du membre antérieur.

Les travaux précédents (BRAUS, 1899) ont montré, que chez *Scylliorhinus*, la limite entre la tête et le tronc se produisait entre les 7^e et 8^e somites métotiques. *L'angle qui, dès la fin du stade H, marque le fond de l'ensellure dorsale, fixe donc approximativement la limite postérieure de la région occipitale.* L'un des principaux résultats auquel nous aboutissons, par la constatation précoce des dédoublements dans les myotomes occipitaux, est de montrer que les modifications de la région métotique ne retentissent pas sur le tronc. Les premiers segments de celui-ci ont une position stable ; les transformations de la région occipitale se produisent sans leur participation.

VAN WYHE (1889, p. 473), qui n'a pas soupçonné l'intercalation subéquente des myotomes occipitaux, a déterminé avec exactitude leur nombre, au milieu du stade H de BALFOUR, avant leur multiplication. Il compte,

en effet, derrière l'oreille, comme chez l'embryon F, cinq somites céphaliques; les trois postérieurs sont bien délimités, tandis que les deux antérieurs ne seront que plus tard mieux circonscrits. En les ajoutant aux quatre somites préauriculaires, qu'il a d'autre part signalés, il reconnaît à l'ensemble de la tête neuf somites. Pour lui, le 10^e est le premier du tronc. D'après lui, sur un embryon inclus *in toto* dans l'huile de cèdre, ce 10^e somite correspond au 4^e myotome nettement visible à cette époque derrière l'oreille; car, par l'examen externe, les deux premiers somites métotiques ne sont pas visibles par ce procédé: « Die drei vordersten, wohlbegrenzten Somite gehören also dem Kopfe an (vgl. V. VYHE, p. 46, 1882) und erst das vierte ist das vorderste Rumpfsomit ». Nous devons, pour la clarté de l'exposé, anticiper sur les événements et dire comment l'auteur a établi que ce 10^e somite était le premier du tronc. Ce somite doit sa qualification à la présence à son niveau, au stade K, du premier nerf spinal, distinct du vague, ayant une racine dorsale et une racine ventrale (1882, p. 17). Mais ce point de repère a été reconnu erroné dans la suite; en effet, VAN WYHE ne suivit pas assez loin le développement du crâne pour remarquer l'incorporation à celui-ci (FURBRINGER, 1897) des premiers nerfs spinaux, dits spino-occipitaux. BRAUS (1899), étudiant à la fois les myotomes et les nerfs de la région métotique, montra (p. 440) l'erreur de VAN WYHE et établit que la tête des Scyllidés comprenait dans la région postauriculaire 7 somites au lieu de 5. C'est donc grâce à des circonstances fortuites que VAN WYHE est arrivé à situer, au stade H, la limite du tronc au point même où nous la plaçons, en nous fondant sur les travaux des auteurs qui l'ont suivi, et en montrant que l'aspect extérieur permet d'apercevoir déjà à cette époque dans la rampe cervicale l'ébauche de 7 somites métotiques.

Mais plus récemment GOODRICH (1918) reprenant l'étude de la région occipitale chez *Scylliorhinus canicula* n'y reconnaît la présence que de 4 somites. Pour lui (p. 17): « La série des somites métotiques est en relation régulière avec les fentes branchiales, chacun originairement placé au-dessus de chaque fente branchiale, de la 1^{re} à la 5^e, et en connexion avec l'arc branchial suivant. » Il y a donc 5 somites dans la région branchiale; mais le dernier placé au-dessus de la 5^e fente branchiale (6^e fente viscérale) et en rapport avec le 5^e arc branchial (6^e arc viscéral) a un myotome innervé par le 1^{er} nerf spinal; en conséquence, il appartient au tronc.

Au sujet de l'accroissement du nombre des segments occipitaux, il est intéressant de rappeler que, pour SEVERTZOFF (1898 *a* et *b*), la formation de ces segments, à un stade plus jeune il est vrai, se poursuit, chez *Torpedo*, en deux directions, caudale et rostrale. De même, chez le Poulet, PATTERSON (1907) et HUBBARD (1908) sont d'avis que 2 somites naissent au-devant des 3 premiers somites apparus. Mais cette apparition rostrale de nouveaux somites ne doit pas être confondue avec le processus de division sur place de somites déjà formés, que semble démontrer l'examen externe de *Scylliorhinus*, au stade H. Cette multiplication est peut-être la cause des opinions diverses émises sur la constitution de la région occipitale ; ainsi, chez *Torpedo*, le nombre des segments métaotiques est de 10 pour SEVERTZOFF, de 11 pour DOHRN, de 13 pour FRIEPE et GOODRICH lui-même qui souligne ces divergences ajoute (p. 12) : « Nous croyons que ces résultats discordants sont dus à une rupture secondaire des somites en pièces qui ont été comptées comme segmentaires. »

4° *Le pronéphros*. Si l'on regarde attentivement les photographies de l'embryon F (pl. VII) on notera que toutes indiquent à l'endroit des 3^e, 4^e et 5^e *somites du tronc*, numérotés selon la règle précédente, une *bande sombre* placée sur la ligne des « mésomères » de V. WYHE, c'est-à-dire à la hauteur des néphrotomes situés entre les plaques vertébrales ou protovertèbres et la région cœlomique abdominale. Cette bande correspond indubitablement au rudiment du pronéphros dont le foisonnement cellulaire très intense intercepte la lumière. Nous l'avons dessinée sur la figure XIX *a* ; elle ne fait pas saillie à l'extérieur et c'est par l'ombre portée que nous avons pu limiter son territoire avant l'inclusion dans le baume. Rappelons que sur l'embryon S III, plus jeune, la face latérale, vue directement en transparence, ne la montrait pas mais que nous avons cependant reconnu sa présence en regardant obliquement la face dorsale ; en comptant chez lui 4 myotomes dans la rampe occipito-cervicale, il commence au 7^e myotome et finit au 9^e.

L'aspect continu de la bande confirme la découverte de BURLEND (1914) que l'organe *n'a pas une origine segmentale* ; il se développe tout autant dans l'intervalle des somites qu'à leur niveau.

Quel est, dans la rangée des somites, le numéro à attribuer au 1^{er} segment pronéphrétique ? Tout dépend du nombre de myotomes comptés dans la rampe cervicale. BURLEND (p. 246) le désigne, d'après ses propres recherches sur *Scylliorhinus canicula*, comme le 7^e ; il signale que les auteurs précédents ont marqué ce segment soit comme le 7^e (RABL,

LAGUESSE), soit comme le 6^e (RUCKERT, VAN WYHE¹). Il ajoute que plus tard, chez un embryon I possédant 67 à 68 protovertèbres, il trouve encore le pronéphros au 7^e segment. Il semble évident qu'aucun de ces savants n'a trouvé au-devant du pronéphros définitivement constitué le nombre exact des somites, ni tenu compte de leur augmentation de nombre au cours du développement. En effet, BRAUS (1899, p. 458) trouve déjà, chez un *Spinax niger* de 33 protovertèbres, 7 myotomes métotiques, désignés par les lettres t jusqu'à z; or, BALFOUR assigne 38 protovertèbres au stade H chez *Pristiurus*; sans faire état des dédoublements ébauchés, j'en trouve moi-même 29 à 30 au même stade, chez *Scylliorhinus*. *Il est donc possible de compter exactement les 7 somites occipitaux dès la fin du stade H.*

D'autre part, je suis d'accord avec VAN WYHE pour fixer au 3^e myotome du tronc le début du pronéphros. *C'est donc, en réalité, au 10^e somite après l'oreille que commence le rein primitif.* En admettant qu'à son début² l'organe ne puisse être définitivement placé, il convient de le situer à son rang dès que le développement plus avancé permet de dénombrer exactement tous les somites apparus.

Nous concluons donc que, chez *Scylliorhinus*, le pronéphros est situé au niveau des 10^e, 11^e et 12^e myotomes post-auriculaires, en comptant avec BRAUS 7 somites occipitaux, c'est-à-dire au niveau des 3^e, 4^e et 5^e myotomes du tronc, et, en adoptant la nomenclature de VAN WYHE pour les somites préotiques, nous fixerons sa place au niveau des 14^e, 15^e et 16^e segments de l'embryon entier.

L'étude du pronéphros chez les diverses espèces de Sélaciens démontre la *stabilité remarquable de cet organe vis-à-vis des somites où il a pris naissance*; en effet, quand il commence à dégénérer au stade K chez *Scylliorhinus* à l'époque où l'animal possède entre 68 et 70 protovertèbres (BURLEND, 1914, p. 255), son raccourcissement s'opère d'arrière en avant. Des trois tubules qui s'étaient constitués, c'est toujours le premier, le plus largement ouvert en tout temps, au niveau du somite pronéphrotique antérieur, qui persiste et devient l'ouverture celomique du canal de Muller. De ces constatations découle la conclusion, fort importante au point de vue

1. RABL (1896) et BURLEND (1914) ont aperçu entre le texte et les figures de VAN WYHE une divergence le texte attribuant au premier myotome du tronc le chiffre 4 tandis que la figure 13, pl. XXI, désigne ce myotome comme le cinquième; mais le texte et la figure ne correspondent pas au même stade, le premier concerne un embryon de 27 somites et la figure représente un embryon de 48 somites, arrivé au début du stade K. Il existe à ce moment un plus grand nombre de segments occipitaux visibles que n'en a signalé V. WYHE.

2. Nous devons faire remarquer que BURLEND (p. 244) en attribuant ce début au stade H de BALFOUR; n'indique en même temps qu'une poche branchiale; c'est donc au stade G qu'il a voulu dire.

topographique, que le *segment pronéphrotique antérieur est un point de repère aussi fixe que l'oreille*, qui, comme celle-ci, peut aider à la numération des somites occipitaux, dans la période des transformations qui aboutissent à l'organisation crânienne.

5° *La position du pédicule* doit être précisée en ce qui concerne son attache antérieure ; chez l'embryon F, comme chez S III, le péricarde est dégagé, mais il reste étroit ; nous voyons le plan vertical de sa région postérieure passer en avant du 4^e somite occipital dédoublé (Pl. I et fig. XIX a et b).

C. Comparaison des embryons S III et F avec les types classiques.

1° Le type de BALFOUR (1876, fig. H, pl. VIII, et p. 290, ME), est un embryon de *Pristiurus* qui montre dans l'ensemble une conformation semblable à celle des *Scylliorhinus canicula* ici décrits. Il a deux fentes branchiales non ouvertes ; mais il présente, d'autre part, un nombre beaucoup plus considérable de protovertèbres, 38 au lieu de 29 et 30. Il est vrai que l'addition des petits segments métotiques de dédoublement porte ce dernier chiffre à 32 chez notre embryon F ; mais BALFOUR ne tient pas compte, dans sa numération, des segments occipitaux, qui ne pouvaient être distingués extérieurement à son époque par les moyens techniques dont il disposait ; l'examen de sa figure H, pl. VIII, indique que le premier myotome est le 4^e segment de l'embryon S III, c'est-à-dire le dernier et le seul très apparent de la rampe cervicale, et qu'il correspond au 7^e segment de notre embryon F, compté en tenant compte des apparences de division myotomique, marquées sur les photographies. Si l'on veut donc attacher quelque importance au nombre total des protovertèbres, si difficile à apprécier exactement de l'extérieur, on doit admettre que l'embryon de *Pristiurus* possède, pour un développement de tête semblable, un nombre beaucoup plus grand de segments du corps. BALFOUR, en effet, figure jusqu'au bout de la chorde, c'est-à-dire plus loin que nous, le processus de division métamérique.

Dans la figure H, le corps dessine une courbe concave vers le vitellus ; l'extrémité postérieure, en particulier, se dirige vers le bas ; nos deux embryons ont, au contraire, un tronc rectiligne et l'ensellure dorsale provoquée par le relèvement de la tête les rend, dans l'ensemble, concaves en haut. Nous tenons l'attitude du type BALFOUR pour inexacte et causée probablement par une fixation isolée de l'animal, après son détachement du vitellus. Il importe, pour la bonne interprétation des mouvements, de considérer comme seule exacte l'attitude naturelle de l'embryon que nous reproduisons.

Le procédé qui consiste à fixer l'embryon après son isolement, c'est-à-dire en dehors¹ de ses rapports naturels avec la boule vitelline, entraîne d'autres modifications visibles sur l'embryon type de BALFOUR; le pédicule est trop ramassé, car il a, sur la figure, 17 mm. de long pour une longueur totale de 54 mm., c'est-à-dire qu'il est contenu plus de trois fois dans celle-ci; de plus, le texte indique que le soulèvement au-dessus du vitellus a beaucoup progressé, mais nos dessins et photographies montrent au contraire, que l'embryon est encore sessile.

Le sillon buccal est moins prononcé que chez *Scylliorhinus*. La place du futur anus est, au contraire, précisée par un léger diverticule de l'intestin, que nous n'avons pas trouvé.

2^o Le type de H.-E. et F. ZIEGLER (1892, p. 88, fig. 23 et fig. 24 I-V, pl. IV) est un embryon de *Torpedo*, long de 3 mm. 8, possédant trois fentes branchiales non ouvertes; la 3^e, courte et petite, s'est avancée déjà dans la moitié antérieure de la région sus-péricardique; le péricarde est beaucoup plus dilaté que chez l'embryon de BALFOUR et les nôtres. L'arc mandibulaire, plus étroit, montre la cavité du même nom, très diminuée d'ampleur. La saillie du mésencéphale est très marquée et dépasse nettement en avant celle du prosencéphale, dirigée directement vers le bas. L'anus est désigné par un contact de la paroi intestinale et de l'ectoderme. Ces caractères désignent un âge plus avancé que celui marqué par l'embryon de BALFOUR. Si l'on considère surtout que BALFOUR attribuait à l'apparition des fentes une importance majeure pour le classement (p. 291), on ne peut qu'être surpris de voir cet embryon placé au stade H; il appartient au début du stade I.

L'animal est figuré en place et son attitude sur le vitellus est correcte. Le tronc se montre rectiligne dans son ensemble; la queue tombe légèrement, comme il advient au stade I; l'ensemble du dos est concave vers le haut. Le pédicule, maintenu par son attache vitelline, a juste la moitié de la longueur totale, et, les parois cardio-abdominales, malgré l'âge avancé, sont encore situées au ras du vitellus.

II. — Analyse du mouvement

N^o 1, Embryon II' (p. 323); N^o 2, Embryon e (p. 324); N^o 3, Embryon I' (p. 325); N^o 4, Embryon z (fig. XX) (p. 326); N^o 5, Embryon V¹² (p. 328); N^o 6, Embryon B1' (p. 328); N^o 7, Embryon SBa' (fig. XXI-XXIII) (p. 330).

N^o 1, EMBRYON II¹ (N^o 4, au stade G). Œuf intact. Température : 17° C.
12 juin, 16 heures (24 heures environ après le début du mouvement).

L'embryon est resté très étroitement appliqué sur le vitellus ; il est légèrement incliné sur le côté droit ; le museau n'a pas plus qu'avant la liberté de se mouvoir, et la tête s'incline seulement à D et à G. On voit nettement la vague de contraction se poursuivre, en arrière, jusqu'au 13^e myotome. Les mouvements, rythmés sur quatre temps, sont très réguliers et chaque combinaison est répétée un grand nombre de fois.

13 juin, 17 heures (49 heures après le début). L'embryon est toujours très serré contre le vitellus ; le mouvement, vermiforme, montre l'ondulation jusqu'au 1/3 postérieur du corps, c'est-à-dire jusqu'au 16^e myotome environ.

N^o 2, EMBRYON *e* (N^o 6, au stade G). Œuf intact. Temp. : 18°-20° C.

30 juillet, 9 heures (46 heures après le début du mouvement). Le contact de l'extrémité céphalique avec le vitellus a cessé et l'embryon, redressé, a des mouvements faciles à analyser. Le déplacement céphalique est de 25° environ, des deux côtés ; la contraction détermine un rejet du fond de la courbure du côté opposé, comme chez tous les embryons qui ont dépassé, à cette température, la première heure du mouvement (fig. VII) ; cette courbure de contraction est de plus en plus prononcée ; elle tient vraisemblablement à l'augmentation de la puissance musculaire et à la retenue persistante des parties antérieure et postérieure du corps par le pédicule ; en effet, le lien pédiculaire reste serré en avant, malgré les sollicitations du mouvement céphalique, et, en arrière, le tronc se tient presque immobile. L'onde propagée est très nette ; elle s'étend environ jusqu'au tiers postérieur de l'embryon.

14 h. 30' (51 h. 30' après le début). Le mouvement est lent, sur 8 temps, en 2 secondes ; de plus, pendant plusieurs minutes, seul, le côté G fonctionne. Supposant que ces symptômes révèlent une mauvaise oxygénation, je change le milieu.

Après quelques minutes de séjour dans l'eau de mer aérée à la température de 18°, l'embryon reprend ses mouvements bilatéraux, les contractions deviennent plus fortes et le rythme s'établit sur 4 temps. Il y a toujours inclinaison du dos de la tête vers le côté contracté ; la courbure est plus large, de rayon plus grand ; sa concavité s'étend en arrière, comme chez S Ba¹ (fig. XXIII) ; l'angle de déviation de la tête est de 35° environ par rapport à la ligne médiane. Un déplacement du segment post-pédiculaire, à la fin de l'ondulation, indique que la contraction aboutit près du bord pédiculaire postérieur ; en effet, ce segment, sans mouvement propre

est entraîné de quelques degrés à la fin de chaque contraction, du même côté que la tête ; il tourne autour d'un pivot constitué par le bord du pédicule (fig. XXI, XXII).

N° 3, EMBRYON 1² (N° 2, au stade G). Œuf intact. Température 18°.

11 juin, 18 heures (7 heures après le début du mouvement). L'embryon est bien vertical. Le fond de la courbure a reculé ; il est maintenant entre le 7^e et le 8^e myotome. L'aspect du mouvement est celui du N° 1 à la fin du stade G (fig. VII), avec un fond de courbure porté plus loin du côté opposé de la ligne médiane ; la déviation céphalique est plus ample et la tête se déplace de 25° environ à D et à G. L'embryon bat très régulièrement sur un rythme de 4 temps ; la différence des deux rythmes latéraux est très faible, car on constate une remarquable suite d'égalisations sur le mode : 1, contr. G. ; 2, r. ; 3, contr. D. ; 4, r.

Le bord dorsal de la plaque auditive, nettement concave en dehors dans son milieu, a ses extrémités recourbées en dedans, en silhouette d'oiseau planeur, comme sur la figure XVII.

12 juin, 16 heures (29 heures après le début du mouvement). Les déplacements présentent une succession très régulière de combinaisons motrices, sur un rythme de 4 temps, à raison de 10 à 15 oscillations doubles par attitude (Voir tableau, fig. xv) ; dans la phase d'égalisation, on ne constate aucun arrêt du corps à la ligne médiane ; le mouvement d'aller et retour, à G ou à D, est rapide et se fait en une demi-seconde. Les révolutions ne durent en tout qu'une seconde.

Sans qu'il y ait le moindre frottement vitellin, il existe cependant une inclinaison normale de la crête céphalique dorsale vers le centre de courbure.

Le segment post-pédiculaire fait un léger mouvement du même côté que la tête, à chaque contraction ; c'est la preuve d'une propagation étendue en arrière jusqu'à une faible distance du bord postérieur du pédicule. Le mouvement de l'extrémité caudale se fait avec un léger retard sur la fin du battement de la tête du même côté. Il s'agit encore pour elle d'un entraînement passif.

En déplaçant le vitellus dans la coque, on provoque de fréquents changements des combinaisons motrices, dues à des inversions dans la vitesse relative de chaque rythme. On détermine ainsi un fonctionnement plus vif, et quelques troubles rythmiques, mis en évidence par des changements imprévus dans la relation chronologique des mouvements.

L'embryon, maintenant couché sur un côté, présente son autre côté à l'observateur, qui peut apprécier sur lui la vague contractile, à un grossissement de 20 fois. Les premiers myotomes de la rampe cervicale, en se contractant, *commencent l'ondulation* ; celle-ci n'a qu'un effet médiocre sur l'embryon, fixé très court au vitellus dans la région moyenne ; cependant on la suit jusque vers le 15^e myotome, c'est-à-dire le 1/3 postérieur du corps ; on note aussi le volume et le resserrement successif des segments dont l'aspect est brillant, blanchâtre ; on voit, au même instant, courir le long du tronc la concavité légère de la courbe de contraction.

On ne peut compter à travers la coque toutes les protovertèbres. On arrive à en dénombrer cinq sur la rampe cervicale, qui vont en décroissant de hauteur vers l'avant, mais elles ne sont pas très distinctes ; au contraire, les premiers myotomes de la région horizontale du tronc sont très apparents ; la numération redevient indéfinie pour les derniers du corps. L'embryon est à la fin du stade H ; il n'a que deux fentes branchiales, mais à un très fort éclairage, on devine une légère lueur en arrière de la seconde, sans caractère précis.

N^o 4, EMBRYON z, fig. XX. (Voir fig. II, Anatomie du stade G, le même

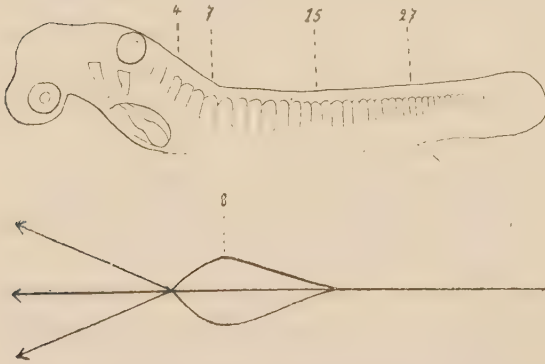


FIG. XX. Embryon vivant z (N^o 4, Physiologie du stade H) déjà figuré 6 heures avant l'apparition de la motilité (N^o II, Anatomie du stade G, fig. II). Face latérale gauche vue à travers la coque, 48 heures environ après le début du mouvement, à la température de 18°. Diagramme des contractions chez un embryon à partie postérieure du tronc immobile, serrée contre le vitellus. Les chiffres désignent le rang des myotomes et leur place.

embryon, 6 heures avant le mouvement). Œuf intact. Température : 18° C.

14 juillet, 16 heures (48 heures environ après le début de la motilité). L'embryon est à la fin du stade H. Légèrement renversé sur le côté D, il découvre le côté G (fig. xx) qui présente deux fentes branchiales, la première plus nette et plus grande que la seconde. Il a encore changé de place dans la coque et s'est rendu tout à

fait au centre, c'est-à-dire au pôle dorsal du gâteau vitellin. Il est retenu serré contre le vitellus par un pédicule très court. La pente cervicale est longue et montre un plus grand nombre de segments qu'on n'en voyait à

travers la coque sur les embryons précédents, particulièrement chez le N° 3, plus jeune (29 heures de mouvement); en effet, le 7^e myotome visible (fig. xx) est à l'angle que fait la partie cervicale ascendante avec la région horizontale du tronc. Les myotomes les plus larges sont les 6^e, 7^e, 8^e, 9^e, 10^e, 11^e, 12^e; les 6^e, 5^e, 4^e, sont très distincts, les 3^e, 2^e, 1^e, plus flous, mais encore reconnaissables au moment des pauses. On compte en tout 38 métamères, ce qui indique la fin du stade H. Le 15^e est au delà de la moitié du corps, à l'union des 3/5 antérieurs et des 2/5 postérieurs; le segment post-pédiculaire s'allonge.

Les mouvements se font sur un rythme de quatre temps, très régulier, d'une durée de 2 secondes environ. Quand le balancement est égal, les temps 1 et 3 représentent le maximum des déviations G et D, tandis que les temps 2 et 4 marquent les retours passifs de la tête à la ligne médiane. Le cycle des combinaisons motrices (fig. XIV-XV), parcouru très régulièrement, est facile à suivre, comme chez tous les embryons élevés en milieu constant. Le bord antérieur du pédicule est encore placé au-dessous du 5^e myotome. Le fond de la courbure, qui représente la partie du territoire contractile la plus mobile et la plus puissante, se trouve au niveau des 7^e, 8^e, 9^e, myotomes; le 8^e forme la région culminante de la convexité portée de l'autre côté de la ligne médiane.

Le diagramme, annexé à la figure xx, montre schématiquement, à une vue dorsale, et avec un peu d'exagération pour la courbure centrale, le déplacement de l'axe longitudinal de chaque côté de la ligne médiane. Le bord antérieur du pédicule est le pivot autour duquel la tête oscille; les premiers myotomes jusqu'au 7^e semblent agir directement sur elle, en la tirant sur le côté et en arrière; mais c'est au delà du bord antérieur du pédicule que se produit la courbure la plus prononcée, dans la région des 7^e, 8^e, 9^e myotomes, ces segments montrent par leur contraction que, sans l'attache vitelline, ils pourraient communiquer à la tête un déplacement presque double de celui qu'elle exécute. L'onde se propage jusqu'au 15^e métamère. L'embryon étant très serré contre le vitellus, la rentrée à la ligne médiane, de la partie postérieure de la courbe, est rapide; cependant cette partie se rapporte à un cercle de plus grand rayon que l'antérieure. Les trois derniers myotomes, de 13 à 15, déplacent bien peu la crête dorsale visible, et l'on ne voit, en arrière, aucun entraînement mécanique de la région postérieure du tronc et de la queue. L'embryon exécute donc un type réduit de mouvement, à tête libre, mais retenue par le pédicule, et à segment postérieur complètement immobilisé.

N° 5, EMBRYON V^{12} (N° 9, austade G). Œuf intact. Température : 18° C.

2 août, 11 h. 30 (26 h. 30 après le début du mouvement). L'embryon, en grandissant, acquiert un déplacement plus ample ; la courbe sus-pédiculaire s'arrête cependant à mi-corps et la partie postérieure du tronc est encore immobile. Les combinaisons motrices se déroulent régulièrement sur un rythme de 4 temps, en 2 secondes, c'est-à-dire 1/2 seconde par temps ; ce qui est un mode relativement lent à la température de 18° C.

N° 6, EMBRYON Bl^2 . Œuf intact. Température : 19-20° C.

12 août, 9 heures (25 heures environ après le début du mouvement). L'estimation du début du mouvement est faite indirectement d'après l'embryon d (N° 7, stade G), dont la figure 1 représente l'aspect 22 heures avant l'apparition de la motilité ; un dessin fait de Bl^2 le 10 août, à 12 heures, montre un état semblable à celui de la figure 1, avec une proéminence plus accusée de l'archencéphale et une fermeture plus complète de la gouttière médullaire dans la région acoustique.

Actuellement, la courbe de contraction dépasse la moitié du corps au-dessus du pédicule et déjà le reste du tronc est mobilisé légèrement du même côté que la tête. La déviation céphalique est de 25° environ.

Les mouvements sont lents pour la température à laquelle l'animal est soumis ; les révolutions ont 2 secondes de durée comme celles de V^{12} . Le rythme est de 6 temps ; le balancement, égal, s'inscrit : 1, G ; 2, retour ; 3, pause ; 4, D ; 5, r ; 6, p. Les boîtiers accentués s'inscrivent : 1, G ; 2, D ; 3, r ; 4, 5, 6, p. Les conditions d'aération de l'eau pouvant être mauvaises je transporte l'embryon dans de l'eau de mer battue et filtrée, à la même température.

11 h. 30 ; mais après 2 heures d'immersion dans ce nouveau milieu, l'embryon a conservé le même rythme sur 6 temps, il a acquis de plus une remarquable uniformité de durée des deux révolutions latérales, avec un retard très léger de D, ce qui détermine la série des combinaisons décrites chez le N° 10, stade G (fig. xiv et xv) ; chacune des quatre attitudes décrites, DG, D-G, GD, G et D, se reproduit une quinzaine de fois avant de faire place à la suivante. La période de conjonction montre nettement, avec la neutralisation des déplacements latéraux, une élévation de la tête accompagnée d'une ensellure dorsale accusée (cabrement).

La périodicité très semblable des deux rythmes qui permet de suivre

pas à pas le chevauchement des contractions met en relief un trouble particulier qui se produit au moment où, dans son retard, D empiète sur G, en conjonction partielle, pour aboutir à la conjonction totale. Au moment où va se produire la coïncidence complète des contractions, G recule, par une inversion brusque, vers la combinaison antécédente DG. Suivons les événements d'un peu plus près et examinons les temps de pause. La pause est déjà longue quand, en attitude de boiterie, G succède immédiatement à D ; elle prend 3 temps sur 6 et dure 1 seconde, mais à mesure que D empiète sur G, elle devient plus longue, et, pendant la rencontre complète D-G, les temps des contractions se confondant et le retour du mouvement d'élévation de la tête cabrée étant fini plus tôt, par rapport au retour du déplacement latéral habituel, l'immobilité de la pause augmente et dure 4 à 5 fois le temps du mouvement. Ce phénomène d'allongement de la pause est tout à fait normal ; il reste en effet dans les limites d'une révolution régulière. Le trouble rythmique marqué par l'hésitation du passage de G devant D, est constitué par la *reprise de l'attitude antérieure DG*, avec une diminution nouvelle de la pause. Mais ensuite le retard de D sur G recommence ; faible et progressif, il aboutit encore à la conjonction partielle. Cependant celle-ci s'efface de nouveau par un recul soudain à la précédente combinaison DG. Au troisième essai, G passe enfin devant D assez brusquement, après avoir franchi rapidement la série des attitudes de rencontre.

12 heures (28 heures après le début de la motilité). Par suite de l'examen prolongé sous la lampe électrique, la température du milieu est portée à 20°5 ; les mouvements sont plus vifs, les révolutions passent à 4 temps, et la différence dans la durée des deux rythmes devient plus accentuée ; D, dont le retard est plus grand, brûle les étapes de ses combinaisons avec G, au point que les 4 attitudes caractéristiques ne sont plus toujours présentes ; la conjonction en particulier se fait rare et, de plus, le passage de G devant D, par l'intermédiaire de la phase de rencontre, ne montre aucune hésitation.

19 heures (35 heures après le début du mouvement). Dans un milieu nouveau, bien aéré, à 18°, le rythme est revenu à 6 temps et les déplacements sont semblables à ce qu'ils étaient à 11 heures 1/2. En redressant la coque, on manœuvre le vitellus et on parvient à coucher l'embryon sur le côté D ; il ne présente plus alors qu'un déplacement latéral G qui s'exécute de façon absolument régulière, sans aucun arrêt, sur le mode :

1, G ; 2, r ; 3, 4, 5, 6, p. Pendant 15 minutes d'observation, dans ces conditions, aucun changement ne se produit. Le déplacement à D est annihilé par un obstacle mécanique ; la contraction myotomique existe sans doute, bien que son effet ne soit pas visible ; cependant la preuve directe de son existence ne peut être donnée.

N° 7, EMBRYON SBa¹, fig. XXI, XXII et XXIII (N° 10, au stade G). Œuf intact, Température 12° C, puis variable.

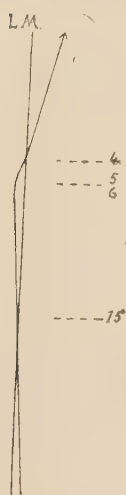


FIG. XXI. Embryon vivant SBa¹ (N° 7, Physiologie du stade H). Diagramme de la contraction D, 7 heures après le début de la motilité, à la température de 12°; les chiffres désignent le rang et la place des myotomes; L. M., ligne médiane.

6 décembre, 16 heures (7 heures après le début du mouvement). Température 12°. Le mouvement dévie la tête de 7 à 8° (fig. XXI), sur un rythme de 8 temps. Le pli de flexion, placé entre le 5^e et le 6^e segments, se trouve rejeté de l'autre côté de la ligne médiane. Le pivot autour duquel oscille le segment céphalique est situé au niveau du 4^e segment. Comme pour l'embryon N° 4 (fig. xx), d'un âge plus avancé, l'axe de la tête ne suit pas complètement la direction de la partie antérieure de la courbe et s'écarte moins de la ligne médiane ; l'obstacle pédiculaire modère l'abduction céphalique.

Sous le microscope, on constate encore que la région postérieure de la courbe fait partie d'un cercle plus grand que l'antérieure et ne retrouve la ligne médiane que vers le 1/3 postérieur du corps. Sur son trajet on remarque que seuls les 6 segments antérieurs se contractent (de 6 à 12), et encore les 3 derniers myotomes n'ont-ils qu'un resserrement bien léger. En arrière d'eux, la partie postérieure de la courbe est presque rectiligne et on n'y décèle aucune propagation de l'onde ; elle bouge *passivement*. En examinant le 1/3 postérieur du corps, on le voit aussi animé d'un très petit déplacement de va-et-vient à peine perceptible, mais réel et constant, qui s'effectue du même côté que la déviation céphalique et se trouve légèrement en retard sur celle-ci, comme chez les embryons n°s 2, 3, 6.

7 décembre, 10 heures (25 heures après le début). Température 11° C. Le rythme des mouvements est de 12 temps, sur 5 secondes environ ; il est absolument constant et régulier ; la contraction G met, comme au stade G, un intervalle un peu moins long à revenir que la D ; la différence entre les deux rythmes est cependant faible et chaque combinai-

son se reproduit 15 à 20 fois. Nous avons cotruit un tableau résumé de leur succession (fig. xxii). Nous avons supposé dans ce tableau que la différence des rythmes était égale à un temps de la révolution D (12 temps); le cycle n'est ainsi composé que de 11 attitudes G, tandis qu'en réalité, il en comprenait 80 environ.

A l'inverse du tableau de la figure xv, nous avons immobilisé ici la contraction ralentie D, et fait avancer la contraction G; elle avance d'une case à chacune de ses reproductions. La lecture des combinaisons se fait du coin supérieur droit à l'angle inférieur gauche; les temps de chaque révolution se comptent de gauche à droite de 1 vers 12. La première contraction s'exécute à D et le

Les 12 temps des révolutions D													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
La suite des combinaisons motrices	1								D	→			G
	2								D	→		G	
	3								D	→	G		
	4								D-G				
	5								DG				
	6							G-D					
	7						G	→	D				
	8					G	→	D					
	9				G	→	D						
	10			G	→	D							
	11		G	→	D								
	12	G	→	D					D _a	→		G	
	13								D _a	→	G		
	14								D _a	→	G		
	15								D _a -G				

FIG. XXII. Embryon vivant SBa' (N° 7, Physiologie du stade H) 25 heures après le début du mouvement. Tableau de succession des combinaisons motrices, dans lequel G qui avance de haut en bas et de droite à gauche se reproduit après 11 temps, tandis que D revient après 12 temps. Le G pointillé de la case 12 est le même que celui de la case 1 (en ligne horizontale) puisque la révolution de G ne dure que 11 temps; c'est le moment où il abandonne la série des D, avec lesquels il vient de s'associer, pour se combiner avec les renouvellements D précédents; ceux-ci ont été simplement désignés comme D_a, sur la ligne des D, afin de marquer sur le même tableau la suite des combinaisons.

double mouvement est d'abord un DG, en haut du tableau; nous notons trois boiteries, à claudication de plus en plus vive, avant la conjonction partielle D-G; puis vient la rencontre complète et ensuite la conjonction partielle inversée, G-D. La boiterie GD s'installe alors. En continuant d'avancer, G s'éloigne de plus en plus de D; le mouvement arrive,

au bout de trois claudications G D, à une égalisation approchée, qui se transforme bientôt en balancement égal (case 11). A la case 12, G s'est avancé suffisamment près du *renouvellement précédent* de la contraction D pour se combiner avec lui. En effet, nous avons dit que la révolution G n'est que de 11 temps ; le G pointillé de la case 12 est le même que le G de la case I qui a commencé le cycle ; mais, dans son avance, il s'accorde cette fois avec le renouvellement antérieur de D. On a ramené celui-ci, sur la figure, à l'alignement des D précédents, en le désignant par la lettre *a* pour ne pas élargir inutilement le tableau. La contraction G a gagné, pendant le cycle des combinaisons motrices, le temps d'une révolution D.

10 h. 15. Sous l'influence d'un échauffement graduel et rapide provoqué par une lampe d'examen, employée sans interposition d'une cuve d'eau, la température monte en 10 minutes de 11 à 18° et des modifications soudaines se produisent qui dénotent un véritable bouleversement de l'activité musculaire. On voit d'abord trois contractions se suivre, D, G, D, puis la contraction D se renouvelle deux fois de suite, sans contraction G intermédiaire, sur un rythme de 4 temps : 1, D ; 2, r ; 3 et 4, p. ; le mouvement reparaît ensuite en boiterie GD. Le trio des contractions D, G, D, se reproduit une deuxième fois, sans qu'il y ait entre elles le temps d'un retour passif ; il est encore suivi de la répétition isolée du mouvement D, puis, de la boiterie G D ; le groupe des phénomènes reparaît de nouveau une troisième fois.

En dépit de cet affolement des rythmes on retrouve donc encore une certaine périodicité dans le retour des mêmes attitudes ; cette constatation prouve que les modifications introduites dans le fonctionnement de chaque bande musculaire par un brusque changement de température sont *particulières à chacune d'elles* ; elles révèlent un mode spécial et indépendant de leurs réactions.

10 h. 30. Température 16° C. Après éloignement de la source de chaleur, la phase d'affolement va en s'apaisant ; elle dure environ 10 minutes. La succession des deux contractions redevient régulière sur un rythme de 6 temps environ ; mais la différence entre les rythmes latéraux s'est accrue ; G va toujours de l'avant, mais beaucoup plus vite. On enregistre, par exemple, sur les 12 attitudes précédentes des révolutions D (fig. XXII) celles qui correspondent à la case 6, puis à la case 2, puis successivement aux cases 9, 5, 1, 8, 4, etc. Si l'on n'avait pas observé d'abord la série totale et progressive des combinaisons, on serait

bien empêché de comprendre maintenant leur ordre de succession.

10 h. 35. Température 16° C. Eau de mer nouvelle. La période troublée a cessé ; le rythme est d'environ 8 temps pour D, de 7 temps 1/2 pour G, comme il était à l'apparition du mouvement (fig. XIV-XV). Il faut remarquer que le même rythme se produisait hier à une température de 12°. Nous observons donc, après une phase d'affolement, en même temps qu'une régulation des rythmes, une *réelle diminution d'activité*.

10 h. 50. Depuis 10 minutes on a rapproché la lampe électrique et la température est remontée progressivement de 16° jusqu'à 20° ; la rapidité du rythme s'est accrue pour chaque bande musculaire ; on compte des révolutions de 6 temps, effectuées en 1 seconde 1/2 environ. Il n'y a pas seulement diminution de la pause, mais augmentation de vitesse dans l'exécution des mouvements, de sorte que les 6 temps actuels sont de durée bien inférieure à la moitié des 12 temps qui formaient la cadence des révolutions, il y a seulement 1 heure, à la température de 11°. On constate quelques troubles du rythme ; le sens des combinaisons a changé ; c'est maintenant le mouvement D qui se reproduit le plus vite.

Attitude de flexion maximale (fig. XXIII). La déviation céphalique est de 25° environ. Le pli de flexion, plus arrondi, se produit à un métamère en arrière de l'endroit où il existait le 6 décembre, à 16 heures (fig. XX), entre le 6^e et le 7^e segment. La courbe de contraction est devenue plus profonde et plus ample, la tête ne suit pas tout à fait la direction de la courbe antérieure, mais est moins retenue que chez le N° 4 (fig. XX). C'est toujours vers le 15^e métamère post-otique, c'est-à-dire à peu près à l'union du tiers moyen et du tiers postérieur du corps que la courbe du corps recoupe, en arrière, la ligne médiane de repos ; mais tous les segments, jusqu'au 15^e, paraissent maintenant en activité. Le tiers postérieur du corps est davantage entraîné du côté contracté, mais il l'est encore d'une manière passive, à la fin de l'ondulation. Il est possible que le bord postérieur du pédicule, qui semble le pivot de rotation de ce segment, réfrène en même temps son déplacement. Du fait de l'incurvation du tiers moyen, l'extrémité postérieure remonte légèrement en avant à chaque contraction.

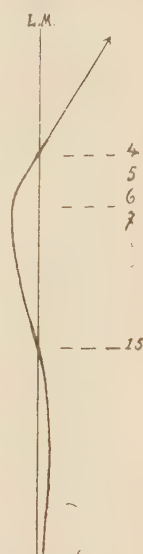


FIG. XXIII. Embryon vivant SB a' (N° 7, Physiologie du stade H) 26 heures environ après le début de la motilité. Diagramme de la flexion maximale D. Les chiffres indiquent la place des myotomes correspondants. L. M., ligne médiane.

8 décembre, 9 heures (48 heures après le début). Température 10° C. Remarquable régularité du mouvement, sur le mode primitif des combinaisons motrices des tableaux xv et xxii, c'est-à-dire avec mouvement G un peu plus rapide que le D ; le premier revient après 9 temps, tandis que le D se répète après 10 temps.

Après 5 minutes d'examen sous la lampe, la température monte de un degré (à 11°) et le rythme est un peu plus court sur 8 et 9 temps.

Après 10 minutes, le thermomètre indique 12° ; les révolutions sont encore un peu plus brèves sur 7 et 8 temps environ. Nous constatons donc que, malgré les bouleversements du rythme provoqués hier à 10 h. 15 et à 10 h. 50 par les montées rapides de 11 à 18° et de 16 à 20°, l'embryon présente aujourd'hui, à 12°, un rythme sensiblement égal à celui du 6 décembre, pour le même milieu ; les changements même rapides de température, entre 10 et 20°, sont donc beaucoup moins nocifs que les montées au-dessus de 20°.

Attitude de flexion maximale. L'angle de déviation de la tête est de 30°. Le déplacement D est plus grand que le G ; celui-ci est toujours de renouvellement un peu plus rapide. Peut-être y a-t-il un rapport entre la durée de la révolution et l'ampleur du mouvement ? le déplacement un peu plus intense à D s'accompagne, en effet, d'un rythme un peu plus lent. Le maximum de la courbe sus-pédiculaire, est maintenant au niveau du 7^e segment.

9 h. 20. Après 20 minutes d'examen à la lampe, sans interposition d'une cuve réfrigérante, l'élévation rapide de la température, à 19°, provoque encore une période d'affolement. La rapidité du rythme est de 4 temps, parfois de 6, autant qu'on peut l'affirmer ; car il existe beaucoup d'irrégularités ; ainsi, les contractions G se répètent en plus grand nombre que les contractions D et le plus ordinairement en nombre double ; on compte : 1, G ; 2, r ; 3, G ; 4, r ; 5, D ; 6, r ; ou 1, G ; 2, r ; 3, G ; 4, D ; 5, r ; 6, p ; en réalité, avec la répétition de G au 3^e temps, il s'agit d'un rythme de 4 temps, qui parfois, mais rarement, s'exécute en balancement égal : 1, G ; 2, r ; 3, D ; 4, r ; car D, plus irrégulier que G, manque de se produire au moment attendu.

9 h. 30. La lampe éloignée, le thermomètre marquant depuis 5 minutes 18° 5 environ, on constate, malgré cette température élevée, et parce qu'elle se maintient quelque temps, une *régularisation tout à fait remarquable des deux rythmes*. De plus, le déplacement G prend plus d'ampleur et devient égal au mouvement D.

Les rythmes sont de 6 temps ; on compte 49 *battements doubles GD* (1, G ; 2, r ; 3, D ; 4, r ; 5 et 6, p) qui durent chacun deux secondes. Les révolutions sont relativement longues pour la température du milieu où elles s'accomplissent ; peut-être l'activité musculaire subit-elle le contre-coup du bouleversement précédent ?

La symétrie presque parfaite des deux rythmes latéraux fait que pendant longtemps, près d'une minute, on ne peut percevoir aucun changement dans l'attitude G D ; enfin G prend un peu d'avance, et s'éloignant graduellement de D, égalise le balancement. On compte 40 *balancements égaux* G et D. La pause augmente ensuite après le mouvement G et diminue par conséquent de plus en plus entre lui et le renouvellement précédent de la contraction D, dont il se rapproche et avec laquelle il se combine bientôt en un mouvement D G ; celui-ci se reproduit 40 fois. Au delà, la rencontre des deux mouvements s'établit progressivement en D-G puis en G-D ; on assiste d'abord à l'empiètement de G sur D pendant 20 rythmes consécutifs, mais la phase de neutralisation complète, qui suit, est plus courte qu'on n'aurait pensé et comprend seulement 2 ou 3 attitudes. Pendant l'opposition des contractions, le mouvement de relèvement céphalique et d'approfondissement dorsal s'exécute avec une grande netteté et il n'est plus possible, comme au stade G, de confondre cette phase avec un arrêt des contractions ; le cabrement remplace les abductions neutralisées. Le rythme est visiblement continu ; le mouvement, à des yeux non prévenus, paraît seulement différent et transformé. Après la période de conjonction totale, G prend les devants, en conjonction partielle, G-D ; celle-ci dure encore une vingtaine de battements, puis un nouveau cycle de combinaisons commence en G D.

9 h. 40. A l'occasion de la rencontre des contractions et pour une nouvelle hausse de température de un degré et demi, qui aboutit à la température nocive de 20°, on assiste à la reprise des mouvements désordonnés. Comme à 9 h. 20, mais, contrairement à ce qui se passait hier à 10 h. 15, au moment de la première élévation de température, c'est le mouvement G qui est le plus actif ; sa contraction se reproduit deux et trois fois pendant la durée d'une révolution D ; celle-ci, bien que devenue un peu plus courte (1 seconde et demie), se renouvelle d'une façon presque régulière. On ne peut, dans ce nouveau bouleversement, discerner un ordonnancement précis ; mais les deux bandes musculaires réagissent encore chacune suivant un mode particulier, qui souligne leur indépendance mutuelle.

Après plusieurs cycles d'attitudes déréglées, pendant lesquelles G bat deux ou trois fois plus vite que D, on reconnaît la formation d'une conjonction complète caractérisée par le relèvement céphalique. Son avènement est fortuit mais normal ; elle est intéressante comme point de repère précis au delà duquel nous pouvons apprécier avec exactitude la relation des mouvements latéraux. C'est la combinaison DG qui lui succède ; en suivant le cycle sur les tableaux (fig. xv et xxii), nous constatons une *inversion de vitesse* entre les rythmes ; c'est maintenant le mouvement G qui retarde sur le D ; peut-être la fatigue de l'excitation désordonnée précédente est-elle la cause de son ralentissement actuel ? Cependant la suite inversée DG, D et G, GD, G-D ne dure que quelques minutes ; elle s'efface bientôt devant la série qui est normale pour l'embryon depuis le début de la motilité : GD, G et D, DG, D-G.

10 heures. Température 18°. Nous assistons à « une phase critique » de la conjonction, semblable à celle que nous avons observée chez le N° 6, le 12 août, à 11 h. 30'. Au moment où l'on pense que la neutralisation des mouvements va s'établir, l'attitude revient en D G. La différence actuelle entre les rythmes est extrêmement faible et chaque combinaison se reproduit généralement 25 à 30 fois. L'inversion du rythme, qui ramène la boiterie précédente, se répète trois fois ; chaque fois, elle est brusque ; à sa suite, G s'achemine de nouveau progressivement vers D. A la troisième reprise, la conjonction complète est obtenue ; elle n'est totale qu'une fois ; après elle, D passe définitivement derrière G, en G D. Le rythme est de 6 temps et dure 2 secondes environ. La « phase critique » du chevauchement des contractions étant franchie, la durée des deux rythmes s'affirme plus égale encore qu'auparavant, car le balancement en G D se reproduit maintenant 40 fois, comme à 9 h. 30.

12 heures. La température est montée très lentement à 20°. Le type de chaque combinaison ne se reproduit plus que 15 fois environ, mais le rythme est toujours de 6 temps, en 1 seconde 1/2. En suivant le sens du chevauchement, on observe que, de GD, l'attitude passe régulièrement en G et D, mais au lieu de continuer son avance (Voir tableau figure xxii) pour rejoindre en DG le D précédent, G recule vers le D, qu'il avait tendance à quitter et, reprenant avec lui son mouvement de claudication GD, il revient à la conjonction G-D, laquelle s'exécute cette fois sans nouvelle arhythmie ; la boiterie DG s'installe ensuite et l'on voit survenir toutes les combinaisons marquées sur le tableau de la figure xxii, en en faisant la lecture de bas en haut au lieu de le lire de haut en bas. Une

inversion dans la durée relative des deux rythmes s'est produite ; la révolution G, auparavant plus courte, est devenue plus longue que la D.

12 h. 30. Température 20°. On assiste à la reproduction de plusieurs inversions qui se produisent dans les deux sens, presque toujours à l'occasion du passage en conjonction, mais aussi en dehors de lui.

Grâce à la connaissance des modifications qui se produisent dans la vitesse des deux rythmes, on arrive à comprendre maintenant comment se produisent toutes les sautes d'attitude qui, avant l'étude attentive des phénomènes, pouvaient paraître le résultat d'une simple fantaisie. *Il s'agit soit d'une différence accusée et persistante dans la durée des deux révolutions musculaires latérales* (7 décembre, 10 h. 30), *soit d'un changement inopiné dans la durée presque égale des révolutions en cours.*

L'inversion dénote un changement dans le fonctionnement du muscle, mais la persistance du cycle inversé montre qu'elle correspond à une modification durable des échanges et de l'activité musculaire.

II. — Vue d'ensemble

I. ANATOMIE.

L'examen des embryons *in toto* par différentes méthodes (fig. XVI à XX et pl. VII) permet de voir et de préciser beaucoup de caractères morphologiques, non seulement de la surface externe, mais aussi d'organes internes tels que le système nerveux, l'appareil digestif, les myotomes, le cœur, le pronéphros, etc.

Les trois vésicules cérébrales sont nettement délimitées. Le rhombencéphale présente une suite de 4 neuromères, très apparents en lumière transmise sur les photographies de l'embryon F (pl. VII). Ce sont, d'avant en arrière, les neuromères trigéminale, intermédiaire, faciale, glosso-pharyngienne. Le placode acoustique, qui a émigré du neuromère facial vers le renflement de la IX^e paire, ne paraît correspondre encore à aucun neuromère déterminé. L'absence de racine nerveuse, au niveau du neuromère intermédiaire aux V^e et VII^e paires, se constate aisément. Le premier neuromère trochléaire, ou cérébelleux, n'est pas encore constitué ; cependant l'aspect de la languette antérieure médiane du rhombencéphale, sur la figure XVII, et l'étiement du détroit situé entre les deux vésicules cérébrales moyenne et postérieure, indiquent déjà la place

réservée à son développement ultérieur. Le pneumogastrique ne présente pas encore de condensation nerveuse visible.

La plaque auditive a reculé ; son bord dorsal, concave en dehors, suit maintenant la courbe du sillon situé entre les deux derniers neuro-mères, contre lesquels elle est appliquée ; on n'observe pas encore au centre de la plaque auditive de dépression manifeste. Sur les photographies de la face latérale D, chez l'embryon F, le bord inférieur de la plaque se dessine entre la traînée antérieure du nerf facial, plus longue et plus foncée, et l'origine du glosso-pharyngien, moins étendue en hauteur, de sorte que, d'avant en arrière, le massif des VII^e, VIII^e et IX^e nerfs présente une diminution d'opacité et une montée graduelle de son bord inférieur.

La position relative de la 2^e fente branchiale et plus tard de la 3^e, à leur naissance et pendant leur accroissement, révèle *qu'elles se forment dans la région postérieure sus-péricardique* et s'avancent ensuite de plus en plus à mesure qu'elles se développent. La région cardiaque grandit de son côté vers l'arrière.

La comparaison des figures V et XIX est très suggestive ; elle souligne les changements de l'aspect général, survenus du stade G au stade H. La région occipitale a augmenté de longueur ; en effet, l'attache antérieure du pédicule a reculé avec la paroi postérieure du péricarde ; l'angle dorsal qui marque la limite de la tête et du tronc ne se trouve plus au milieu de la longueur de l'animal, comme au stade G (fig. V) ; il est maintenant situé presque à l'union du 1/3 antérieur et du 1/3 moyen du corps. La tête est plus relevée et sa face inférieure, devenue concave, montre en bas et en avant la saillie très accusée du prosencéphale. Le territoire métotique, autrefois compris dans la région pédiculaire (fig. V), est maintenant dégagé du pédicule dans sa moitié antérieure.

Si la plaque auditive forme un excellent point de repère pour la mise en place des premiers myotomes occipitaux, *le pronéphros, absolument fixe dans sa partie antérieure, en forme un second*, très précieux, qui permet de marquer la limite du tronc, et de reconnaître ainsi les changements qui s'effectuent dans le nombre des myotomes de la région occipitale.

Le pronéphros, non segmentaire, ainsi que l'a montré BURLAND, reste l'apanage des 3^e, 4^e et 5^e segments du tronc. Il est visible sous forme d'une traînée foncée sur les photographies de l'embryon F (pl. VII).

L'examen en lumière transmise des myotomes moyens de cette

région montre leur *division* (pl. VII). L'augmentation du nombre des segments occipitaux se produit donc sur place et non par adjonction de myotomes postérieurs. Les modifications de la région métotique ne retentissent pas sur le tronc.

Dès la fin du stade H, il est possible de compter exactement du dehors les 7 somites occipitaux; ils constituent, chez *Scylliorhinus canicula*, la rampe cervicale. *La limite de la tête et du tronc coïncide, dès le stade H, avec l'angle d'union de la partie ascendante antérieure et de la région moyenne horizontale du corps.*

Il n'existe, au stade H, *aucune ouverture de la cavité endodermique*. L'orifice postérieur que l'on pouvait considérer, au stade G, comme le reste du blastopore, a disparu; et l'on ne voit encore *aucune indication d'une descente de l'endoderme au contact de l'ectoderme, constituant la papille dite anale, ou mieux cloacale. Mais l'ébauche du cloaque est visible à la partie ventrale du bourgeon terminal, sous l'aspect d'une légère saillie, qui interrompt le liseré limbique.*

II. PHYSIOLOGIE

A. PHÉNOMÈNES GÉNÉRAUX DE L'ACTIVITÉ MUSCULAIRE.

Les propriétés fondamentales du muscle sont les mêmes qu'au stade G, où leur définition a été donnée. Nous avons poursuivi leur étude au stade H en examinant particulièrement les modalités qui surviennent dans un milieu légèrement instable. Les modifications sont de nature expérimentale, car les milieux naturels d'élevage sont presque constants; mais nous avons obtenu de cet examen des renseignements fort utiles sur le comportement du muscle.

1° *Le rythme*

A. Influence de la température (p. 339). — I. L'augmentation de l'activité jusqu'à 20° (p. 339). — II. La température critique de 20° (p. 340). — III. L'affolement : 1° L'effet des températures élevées entre 20° et 23° (p. 341); 2° La montée rapide de la température entre 10° et 20° (p. 341). — IV. La cessation du mouvement à 23° et au-dessus (p. 341). — V. L'égénéralisation éventuelle des rythmes aux températures élevées mais inférieures à 20° (p. 342). — VI. La fatigue; la part des antécédents dans la vitesse du rythme à une température donnée (p. 342).

B. Influence des excitations mécaniques consécutives à un déplacement dans la coque (p. 344).

C. L'inversion passagère des rythmes au passage de la conjonction (p. 344).

A. *Influence de la température.*

I. *L'augmentation de l'activité jusqu'à 20°.* L'influence de la chaleur est toujours considérable : ainsi le rythme, chez le N° 7, est de 12 temps à 11°, de 8 temps à 12°, de 6 et de 4 temps à 18° et 20°. Chez le N° 6 il

est aussi de 6 temps à 18° et de 4 temps à 20°. Les N^{os} 3, 4, 5 battent à 4 temps à 18°. La durée réelle peut varier chez divers embryons pour une même température ; ainsi à 18°, la révolution du N^o 3 dure 1 seconde, celle des N^{os} 4, 5, 6, 7 (8 décembre, 10 heures), 2 secondes. Mais ce ne sont point seulement des embryons différents qui ont une durée de période rythmée variable aux mêmes températures ; le même embryon peut ne pas reproduire le même rythme, quand on le replace dans un milieu identique, à des moments différents du stade H ; il importe de tenir compte des incidents survenus entre deux examens (Voir § VI, p. 342).

Une augmentation lente de la chaleur, de quelques degrés, à une température déjà élevée, comme de 18° à 20°, peut ne provoquer aucune perturbation durable. Ainsi le N^o 6, qui passe (à 12 heures) de 18 à 20°, renouvelle ses contractions sur 4 temps, au lieu de 6, et l'on remarque à ce moment que la différence de vitesse entre les rythmes latéraux s'est accrue ; mais à 19 heures, l'embryon, revenu à 18°, reprend son rythme de 6 temps. Cependant c'est seulement autour de la température habituelle d'élevage dans le milieu naturel que des écarts lents et légers déterminent, sans dommage ultérieur, une accélération des battements ; l'effet des élévations graduelles de la chaleur, les 7 et 8 décembre, sur le N^o 7 (SBa¹) le prouve.

II. *La température critique de 20°.* Elle est le point limite auquel on voit apparaître les premiers troubles rythmiques. Quelque lente que soit la montée de la chaleur à son niveau (N^o 7, le 7 décembre, 12 heures), et même si la température de 20° reste constante, on constate des inversions dans la vitesse relative des rythmes latéraux. Nous ne voyons pas, cependant, d'arythmie caractérisée, de mouvements ataxiques, d'arrêts ou de crises de répétition inattendues ; les irrégularités sont faibles ; elles ne durent qu'une fraction de temps et ne seraient probablement pas perceptibles par l'observation d'un seul rythme latéral ; mais la position réciproque des deux contractions, au moment de leur renouvellement, nous permet de les constater, surtout si nous nous servons, pour prévoir le jeu normal des combinaisons dans un sens déterminé, des tableaux de marche donnée aux figures xv et xxii. Le changement brusque d'une combinaison dont on suit l'évolution graduelle, le manque d'une combinaison prévue par le tableau, indiquent une variation des processus musculaires ; la suite des attitudes montre si la modification est instable ou persistante.

Il suffit d'une montée de quelques degrés, quand la température est

déjà haute, pour déterminer des troubles; ainsi le N° 7, le 8 décembre, à 9 h. 40, après une phase de régulation remarquable à 18°5, est affolé par une montée de la chaleur à 20°, c'est-à-dire pour une simple élévation de 1°5.

III. *L'affolement* : 1° *L'effet des températures élevées, entre 20 et 23°*. Au-dessus de 20°, les mouvements se précipitent; les périodes très écourtées deviennent irrégulières, les déplacements, plus vite renouvelés, diminuent d'ampleur; entre 22 et 23°, il n'y a plus aucun rythme reconnaissable; à 23°, souvent le mouvement s'arrête. Nous avons vu un exemple de cet affolement des contractions au stade G (N° 3).

2° *La montée rapide de la température entre 10 et 20°*.

On provoque encore l'affolement du rythme, *par un rapide changement de température, dans les limites où celle-ci permet un fonctionnement régulier*, c'est-à-dire entre 10 et 20°. Ainsi, chez le N° 7, une première crise d'affolement a été obtenue par une hausse, en 15 minutes, de 11 à 18° (7 décembre, 10 h. 15) et, le lendemain, un second dérèglement fut provoqué, après retour intermédiaire à la normale, par une montée de chaleur de 10° à 19° en 20 minutes (8 décembre, 9 h. 20). Dans ces cas, les différences de température ont été respectivement de 7° et de 9°, la gradation de montée a été régulière et l'élévation rapide, mais *sans brusquerie*. Il est probable que plus le changement est soudain, plus l'effet de désordre est violent et vite obtenu. Lorsque le milieu est redevenu constant, à une température élevée supérieure à la normale, 16° par exemple, et qu'une régulation de l'arythmie précédente est intervenue, il suffit d'une nouvelle hausse de 4° seulement pour déterminer un nouveau dérèglement; mais, malgré la hauteur de la température, la dénivellation étant moindre, les désordres sont aussi plus limités. Par exemple, le 7 décembre à 10 h. 50, le N° 7 présente cette élévation de 4° en 10 minutes; elle ne provoque, avec un accroissement notable de l'activité, qu'une inversion dans la durée respective des rythmes, entraînant une succession inverse des combinaisons motrices.

IV. *La cessation du mouvement à 23° et au-dessus*. Nous avons noté déjà que porté à 23° l'embryon perd toute activité et cesse ses mouvements (N° 3, au stade G); transporté dans un milieu neuf et moins chaud, à 15°, il ne reprend ses contractions qu'au bout de 3 minutes. Ces phénomènes sont communs à tous les embryons. Cependant le jeu de trop élever la température, influant sur l'activité ultérieure et pou-

vant fausser l'observation subséquente du mouvement normal, doit être soigneusement évité, si l'on veut conserver les embryons en bon état.

V. *L'égalisation presque complète des deux rythmes aux températures élevées, inférieures à 20°.* Il arrive souvent qu'à une température élevée, devenue constante les révolutions, de courte durée, se régularisent de façon remarquable et très rapidement, après une période d'affolement. Chaque combinaison motrice peut se répéter 40 fois par exemple, avant de céder la place à la suivante. Cette uniformisation des rythmes survient chez le N° 7, le 8 décembre, à 9 h. 20, à quelques minutes d'une crise d'affolement provoquée par la montée de la température de 11° à 19° en 20 minutes et pour une stabilisation de la température à un demi-degré seulement (18°5) au-dessous du maximum atteint. Il est vrai qu'à ces hautes températures, qui excitent beaucoup l'activité musculaire, la moindre variation de milieu est une cause d'agitation désordonnée ; ainsi à 9 h. 40, le même N° 7 est affolé de nouveau par une simple élévation d'un degré et demi, de 18°5 à 20°.

En résumé, l'influence de la température varie suivant le mode de son application. On remarque : 1° *l'augmentation simple de l'activité musculaire*, déterminée par une élévation graduelle de quelques degrés, à condition qu'elle se produise entre 10 et 20° ; il est possible qu'une élévation plus étendue puisse ne provoquer qu'un accroissement régulier de vitesse et d'intensité, si elle est extrêmement lente ; 2° *l'excitation désordonnée de la fonction, l'affolement*, produit soit par de hautes températures entre 20 et 23°, soit par l'élévation rapide du degré thermique, entre 10 et 20°. La température de 20° est le point critique qui marque, en l'absence de variation, la frontière entre la périodicité rythmique et l'arythmie ; 3° *la cessation d'activité*, à 23° environ ; le mouvement peut reprendre, à condition que ce degré de température ne soit pas longtemps maintenu.

VI. *La fatigue; la part des antécédents dans la vitesse du rythme à une température donnée.* Nous avons vu, au stade G, que les mauvaises conditions d'élevage et particulièrement une montée anormale de la température, avant l'apparition du mouvement, avaient leur répercussion sur le comportement des embryons. Nous pouvons, au stade H, pousser plus loin l'analyse des influences nocives qui s'exercent sur le fonctionnement musculaire. Nous observons que l'excitation prolongée d'une chaleur, voisine de 20°, est suivie d'une dépression, dont la durée

varie suivant le degré d'accélération antérieure du mouvement et le temps pendant lequel elle a été maintenue. Si l'affolement a été provoqué par un changement brusque de température, ou par une élévation entre 20 et 23°, le retentissement des troubles peut avoir une certaine durée. Ainsi, le rythme du N° 7 (S Ba¹) est de 8 temps le 7 décembre, à 10 h. 35, à une température de 16°, et l'on remarque qu'il était déjà de 8 temps, à 12°, le jour précédent. La raison de ce changement d'excitabilité se trouve dans les événements qui se sont passés le 7 décembre, vingt minutes avant l'observation, et qui consistent en un affolement des contractions sous la montée rapide de la chaleur, entre 11° et 18°. Le même embryon a subi, le 7 décembre, d'autres élévations transitoires de température à 20° ; mais ces modifications passagères de milieu ne furent pas assez nocives pour laisser sur lui une empreinte durable et le lendemain 8 décembre, après 22 h. de température constante et basse (10° environ), il présentait de nouveau, à 9 heures, un rythme de 8 temps pour une température de 12°. Ce même jour, à 9 h. 30, après avoir subi une nouvelle montée brusque de température, il montrait encore une diminution d'activité, car la régularisation de ses battements, à 18°5, se faisait à une vitesse de 6 temps, au lieu que le renouvellement des contractions se produisait à 4 temps, pour la même température, avant le dérèglement.

Il existe donc un maximum de vitesse que les mouvements ne peuvent dépasser, sans qu'une dépression consécutive survienne, et il n'est pas nécessaire qu'un affolement ait été provoqué pour que celle-ci devienne apparente. Les contractions très accélérées dans leur reproduction, occasionnent après elles, malgré la conservation du rythme, une diminution de l'irritabilité. Elles s'accompagnent peut-être d'une dépense excessive des matériaux d'échange et d'un encombrement passager des déchets à éliminer, qui déterminent la fatigue. La précipitation arythmique au-dessus de 20°, provoque un épuisement rapide et des désordres qui diminuent l'activité musculaire pendant le temps de leur réparation.

Mais dans les conditions normales d'une température voisine de 14°, on ne remarque jamais de fatigue ; le renouvellement plus ou moins rapide de la contraction est, dans ces conditions, toujours fonction des circonstances du milieu, et la vitesse de reproduction des battements reste toujours la même, pour la même température.

B. *Influence des excitations mécaniques de frottement provoquées par un déplacement dans la coque.*

Le N° 3 montre que les excitations mécaniques légères des tractus glaireux, consécutives à un déplacement artificiel dans la coque, déterminent une vivacité plus grande des mouvements, une durée plus courte des révolutions et quelques troubles légers du rythme. Cette influence du frottement est différente de celle de l'obstacle ; le premier est excitant, le second ne fait que s'opposer au déplacement, sans le stimuler.

C. *L'inversion passagère des rythmes au moment de la conjonction.*

Quand la différence entre les deux rythmes est grande et qu'en conséquence le chevauchement des mouvements est rapide et le cycle des combinaisons réduit à quelques attitudes, on ne remarque aucune influence d'un battement sur l'autre ; si, par hasard, une conjonction a lieu, elle ne modifie pas l'allure de chaque rythme particulier. Mais quand les révolutions sont de durée si semblable que chaque combinaison du cycle se répète longtemps, 40 fois par exemple, avec une progression très lente d'un mouvement sur l'autre, alors, à la phase de conjonction, l'opposition prolongée des contractions, qui va en s'affirmant, cesse parfois brusquement par suite d'un recul soudain et imprévu de la contraction la plus rapide, et la boiterie antécédente reprend ; à partir de celle-ci, le double mouvement s'achemine de nouveau vers la conjonction ; mais le battement, qui devance l'autre, peut encore rebrousser chemin plusieurs fois avant de parvenir à la conjonction complète ; quand il y est parvenu, il ne revient généralement plus en arrière.

Nous avons constaté ce phénomène sur le N° 6 et sur le N° 7. Il existait, chez le premier, quand chaque combinaison motrice se répétait 15 fois, à 18°, sur un rythme de 6 temps et à 2 secondes environ d'intervalle ; mais à 20°, quand les mouvements étaient encore plus vifs et le chevauchement plus rapide, il avait disparu. Chez le second, nous le trouvons le 8 décembre à 10 heures, à 18° C, pour une répétition de chaque attitude portée à 30 fois, sur un rythme de 6 temps et 2 secondes de durée.

Les circonstances dans lesquelles apparaît cette hésitation dans le chevauchement des contractions peuvent éclairer son déterminisme : 1° la température est élevée (18°) et, en conséquence, *l'irritabilité musculaire est portée à son maximum* ; 2° les rythmes sont de durée presque

égale; les contractions s'opposent longuement et progressivement; 3° La durée des révolutions est longue (2 secondes), relativement à la température élevée; et elle peut être mesurée sur 6 temps; les mouvements, relativement lents, révèlent un fonctionnement moins franc, une allure moins décidée que d'habitude, pour le milieu donné. Nous renvoyons au chapitre V, traitant de *l'irritabilité*, la discussion des causes possibles de cette inversion rythmique, en période de conjonction.

2° *L'amplitude semblable des déplacements libres de même sens, à un moment déterminé du développement.*

L'intensité des contractions libres se montre *toujours égale, dans les mêmes conditions de milieu, pour un même côté*; mais d'un côté à l'autre elle peut différer. Nous voyons, chez le N° 7, un exemple d'une différence dans la valeur du déplacement des deux côtés; la contraction D (8 décembre, 9 heures) dévie la tête un peu plus que la contraction G; celle-ci paraît à la fois plus courte et plus rapide, de sorte qu'on est en droit de se demander s'il n'y aurait pas une relation entre son intensité et sa durée. Cette différence révèle en tout cas un état du fonctionnement dissemblable dans les deux chaînes myotomiques et montre que celles-ci possèdent chacune leur activité propre. Cette activité peut, du reste, varier suivant le moment de la croissance, et l'influence spéciale des circonstances; c'est ainsi que chez le même embryon N° 7, après une phase de dérèglement causée par une montée rapide de la température, les deux mouvements deviennent d'égale ampleur (8 décembre, 9 h. 30).

3° *La propagation de l'onde.*

Elle existe chez tous, mais se voit mieux chez certains. Le N° 3, couché sur le vitellus après un déplacement forcé dans la coque, la présente très nettement et le N° 1, à tête fixée dans une encoche vitelline, la laisse apparaître mieux encore, comme une sorte de mouvement de reptation.

La vague de contraction s'étend, à la fin du stade, jusqu'au 15^e myotome environ. Il faut distinguer, dans le déplacement de la partie postérieure du corps, ce qui appartient à l'entraînement passif, de ce qui est le résultat de la contraction elle-même; il n'est possible d'affirmer celle-ci que par l'inspection des myotomes, à fort grossissement.

Mais l'aspect général du déplacement fournit sur le mode de la propagation des données nouvelles; il révèle le *recul du lieu de la première contraction* et montre que la propagation marche, à partir de lui, en

deux sens différents, vers l'avant et vers l'arrière (Voir plus loin : Conditions actuelles du mouvement, p. 351).

4° *L'autonomie de chaque bande myotomique.*

Toutes les observations concordent à montrer que chaque bande musculaire a ses réactions propres. Sans doute, les myotomes correspondants se développent d'une façon symétrique, de chaque côté, et se contractent à peu près de la même manière; cependant, *il n'y a jamais égalisation de durée entre les révolutions normales des contractions opposées.*

L'inversion dans le jeu des combinaisons motrices, qui révèle une modification dans la vitesse relative des rythmes, ne doit pas être considérée en soi comme un phénomène dépendant toujours des circonstances extérieures; elle peut se présenter dans un milieu qui paraît constant et témoigner d'un fonctionnement indépendant des deux bandes musculaires; seule, *sa répétition fréquente* signifie un désordre fonctionnel. Il suffit, en effet, d'une différence si petite dans le temps des révolutions pour déterminer une variation dans les combinaisons prévues, qu'on ne peut s'étonner de voir parfois le cycle inversé, en l'absence d'une cause extérieure apparente; et puisque les deux fonctionnements musculaires, ne se montrent pas reliés l'un à l'autre par une force régulatrice il serait au contraire surprenant de voir les mouvements se produire toujours de manière régulièrement alternante, ou encore l'un toujours plus tôt que l'autre; car, si les muscles dépendent des conditions générales du milieu, l'équilibre de leurs manifestations correspond aussi à des conditions locales, dérivées de leur structure particulière, et leurs réactions propres ne peuvent avoir un synchronisme parfait. Avec la gamme des températures nous pouvons augmenter et troubler l'activité musculaire générale, mais notre intervention se borne à une action globale d'excitation et nous ne saurions prévoir les réponses *particulières de chaque muscle*; nous ne pouvons absolument pas dire si la bande G ou D réagira, à une température trop élevée ou variable, par un arrêt prématuré, par une crise de répétitions irrégulières, ou même par un simple accroissement d'activité rythmique.

Les réactions de chaque bande musculaire aux conditions anormales sont différentes et imprévisibles; cependant, une fois déclanchées, elles présentent une allure propre assez caractéristique. Jusque dans l'arythmie, on observe un ordonnancement évident dans le retour des phéno-

mènes, par lequel chaque muscle manifeste son autonomie. On trouvera chez le N° 7, 7 décembre, à 10 h. 15, et le 8 décembre, à 9 h. 20 et à 9 h. 40, des exemples de cette spécialisation unilatérale des désordres fonctionnels.

5° *L'irritabilité.*

I. Les influences thermiques et mécaniques (p. 347).

II. Le déterminisme des inversions passagères dans la vitesse des deux rythmes à la phase de conjonction (p. 347).

— A. Hypothèse de l'influence réciproque des mouvements (p. 347). — B. Hypothèse de l'asphyxie (p. 348). — C. L'existence d'inégalités légères dans le jeu des rythmes, décalées seulement au temps de la conjonction (p. 348).

III. Influence d'un milieu carboné et d'un milieu oxygéné (p. 350).

Sans vouloir aborder ici dans son ensemble la question de l'irritabilité, nous signalerons les réactions du muscle aux facteurs éventuels de variation qui se sont présentés au cours de l'élevage et de l'examen des œufs.

I. *Les influences thermiques et mécaniques.* Nous avons déjà suffisamment insisté, à propos du rythme, sur l'influence de la température, et sur celle du frottement de l'embryon par les tractus glaireux dans le voyage à travers la coque ; nous n'y reviendrons pas.

II. *Le déterminisme des inversions passagères dans la vitesse des deux rythmes, à la phase de conjonction.* A. *Hypothèse de l'influence réciproque des mouvements.* Les phénomènes d'inversion passagère qui, dans l'étude du rythme, ont déjà attiré notre attention, semblent, *a priori*, pouvoir être considérés comme le résultat d'excitations mécaniques ; mais il est difficile d'apprécier exactement le rôle de celles-ci. Nous voyons sans doute les contractions s'opposer au moment de la « conjonction » et nous constatons parfois un retour en arrière dans la marche des chevauchements ; mais nous manquons d'éléments pour décider si c'est la contraction la plus vite renouvelée qui allonge sa révolution ou si c'est la contraction inverse, plus tardive, qui raccourcit la sienne ; nous ne savons pas non plus pourquoi le heurt de la rencontre n'est pas toujours effectif dans les conditions de chevauchement lent qui sembleraient devoir provoquer à tout coup l'hésitation du passage (N° 7, 8 décembre, 9 h. 30), ni pourquoi, si l'excitation mécanique est seule en jeu, il ne se produit d'inversion que lorsque l'opposition est près d'être complète. C'est le lieu de distinguer l'ébranlement général, qui résulte du va-et-vient très rapide de deux contractions opposées, immédiatement consécutives, de la contrainte progressive qui aboutit à l'annihilation du déplacement et transforme l'effort dynamique en effort

statique. Quelle est l'influence de ces deux conditions ? Là est peut-être le nœud du problème.

Le retour à une attitude antérieure dans le cycle des combinaisons est brusque; il ressemble à un saut en arrière; il se fait en une fois et il peut se renouveler plusieurs fois. Cependant mes notes d'enregistrement montrent que, somme toute, le temps total de la conjonction depuis la fin de la boiterie qui la précède, jusqu'au commencement de la boiterie qui la suit, n'est souvent, malgré ces reculs successifs d'attitude, *pas plus long* que le temps total de chacune des trois autres combinaisons qui font, au même titre, partie du cycle (fig. xv et xxii); après plusieurs tentatives infructueuses de passage, suivies de retour en arrière, le nouvel acheminement vers la conjonction complète se produit plus vite, plus délibérément qu'auparavant, et le passage au delà se fait d'un seul coup, sans stationnement à la phase de complète neutralisation.

B. *Hypothèse de l'asphyxie*. L'immobilisation est défavorable aux échanges respiratoires. Si nous partons de ce point de vue, les inversions passagères observées pendant les périodes prolongées de « conjonction », peuvent apparaître comme une manière de conserver, dans les cas d'égalisation presque parfaite des rythmes, la mobilité indispensable à l'oxygénation des tissus; en effet, *une opposition durable des mouvements, telle qu'elle résulterait d'un synchronisme parfait des deux contractions latérales ne serait elle pas néfaste à l'organisme?* Dans cette hypothèse, l'inversion des rythmes qui provoque la reprise soudaine d'un balancement, traduirait le désordre causé par la pénurie des échanges. Le fait que ce dégagement ne se produit que dans le cas d'oppositions répétées des mouvements, et après un certain nombre de conjonctions partielles, semble appuyer cette conception. L'analyse critique de certaines conditions de milieu lui est aussi favorable; ainsi la température élevée, où nous avons vu se produire les inversions, diminue la quantité d'oxygène dissous dans l'eau et peut hâter l'asphyxie; la lenteur anormale des révolutions augmente les chances de celle-ci en prolongeant l'immobilisation. Nous verrons plus loin la valeur de cette hypothèse.

C. *L'existence d'inégalités fondamentales légères dans le jeu des rythmes*. Nous aboutissons à une solution plus simple du problème en supposant que les petites inégalités, notées au moment de la conjonction, *existent tout autant dans les autres parties du cycle, mais passent inaperçues, faute de point de repère assez exact pour les mesurer*. La conjonction complète

constitue en effet un terme de passage très précis, qui rend apparentes les moindres irrégularités et décèle les plus légères divergences dans le renouvellement des contractions. La constatation que ces inégalités se remarquent surtout à une température élevée montre le rapport qui les lie aux influences faiblement nocives qui exaltent l'irritabilité ; lorsque celles-ci ne s'exercent pas, nous assistons à un jeu prolongé de rencontres partielles, s'acheminant graduellement vers une conjonction complète et passant au delà, sans inversion dans la durée des rythmes (N^o 7, 7 décembre, 10 heures).

Nous avons noté dès le stade G, qu'on peut dépister la révolution la plus longue par l'ordre dans lequel se déroulent les doubles combinaisons motrices ; nous voyons, actuellement, qu'on parvient à apprécier des inégalités encore plus petites et plus transitoires, grâce à la comparaison plus aisée des temps de chaque révolution latérale au moment où elles deviennent synchrones. La phase de conjonction complète est comme le but duquel se rapprochent, plus ou moins, les mouvements suivant leurs différences de périodicité.

Discussion. Pour préciser la part qui revient à chaque hypothèse, nous devons faire état de faits que nous ne connaissons qu'ultérieurement.

a) L'influence mécanique de l'ébranlement dans le conflit des mouvements est *inexistante* ; déjà nous avons remarqué que l'inversion ne se produit pas à la période la plus agitée, qui est aussi la plus précoce de la rencontre, c'est-à-dire au moment de la succession soudaine des contractions non encore neutralisées. Les expériences de « choc de la tête », au stade I, confirmeront que l'ébranlement n'arrête ni ne modifie, d'une manière appréciable, la contraction en cours ni les contractions suivantes. Il ne reste donc à considérer de l'opposition des contractions que l'impossibilité réciproque de tout travail effectif, de tout raccourcissement. L'annihilation du mouvement s'aggrave à mesure que le chevauchement des contractions devient plus complet ; il se peut très bien que l'immobilité, et surtout la résistance à l'effort musculaire, modifient les échanges du muscle ; nous n'avons aucune idée des phénomènes intimes de cet ordre ; mais ce n'est pas une raison pour penser que l'entrave apportée au travail effectif d'un muscle aneural, n'exerce aucune influence sur le retour de sa contraction.

b) Nous avons des arguments suffisants pour affirmer que l'asphyxie n'est pas en jeu ; en effet, après l'immobilisation prolongée qui résulte d'une

lésion opératoire, le mouvement reprend et devient bientôt presque aussi vigoureux qu'auparavant, si du moins la lésion n'a pas intéressé une trop grande partie de l'appareil musculaire. *Le brassage constant du liquide péri-embryonnaire par les mouvements, s'il favorise les échanges respiratoires, n'est donc pas une nécessité.*

c) Il est certain, d'autre part, que le point de repère très précis de la conjonction complète permet d'apprécier des différences très légères dans la durée relative des révolutions. Mais ces petites divergences se produisent-elles ? *Elles semblent réellement exister*, à la faveur des circonstances qui accompagnent le jeu des inversions compensées, instables et passagères. Ces circonstances favorables sont : la durée presque égale des révolutions de chaque bande myotomique, qui indique des réactions presque identiques, leur longueur anormale pour la température donnée, qui est un signe de fatigue, et la grande élévation de la température, qui exalte l'irritabilité musculaire.

III. *Influence d'un milieu carboné et d'un milieu oxygéné.* Nous trouvons, au N° 2, un embryon dont le mouvement s'exécutait, à 18°, d'une manière unilatérale, sur un rythme de 8 temps, en 2 secondes, c'est-à-dire très lentement ; après avoir été plongé quelques minutes dans une eau de mer aérée, à la même température, il reprit ses mouvements bilatéraux, avec une déviation céphalique plus ample et un rythme plus rapide, de 4 temps.

B. CONDITIONS ACTUELLES DU MOUVEMENT.

1° *Le territoire de contraction.*

Il s'étend à mesure que plus de myotomes naissent à la contractilité ; on peut dire qu'au stade H, l'onde se propage jusqu'au tiers postérieur du corps, c'est-à-dire jusqu'au 15^e myotome environ (N^{os} 4, 7). Le fond de la courbe recule et augmente de profondeur, à mesure que la propagation s'étend. Nous avons noté que le point culminant de la courbe se trouve déjà entre le 7^e et le 8^e myotomes, 7 heures après le début, chez le N° 3, à 18°. Il est au niveau du 8^e myotome, après 48 heures de mouvement chez le N° 4, à 18° (fig. xx) ; chez le N° 7, à 12°, nous le voyons d'abord placé au septum intermédiaire entre le 5^e et le 6^e myotome, à 7 heures du début (fig. XXI), puis, entre le 6^e et le 7^e segment, à 26 heures environ du début (fig. XXI), enfin, au niveau du 7^e segment, à la 48^e heure du mouvement.

2° *Le recul du lieu de la première contraction.*

Les myotomes ne se contractent pas tous avec une puissance égale. Pour essayer de reconnaître, à l'aspect du mouvement, la force dont ils sont capables, nous devons apprécier très exactement les résistances que la contraction doit vaincre. Celles du pédicule sont considérables ; elles le sont surtout au niveau de son bord antérieur, ainsi que nous le verrons plus loin ; dans sa partie moyenne, elles sont moindres. Le fond de la courbe sus-pédiculaire semble désigner le myotome le plus puissant ; mais cette déduction n'est pas absolument légitime, car un autre facteur intervient, qui est la durée de la contraction. Le fond de la courbe signale, parmi les myotomes puissants, *celui qui s'est contracté en premier lieu, et à partir duquel la propagation s'effectue, en avant et en arrière du corps*. L'effort total du « myotome initiateur » et l'effort partiel des myotomes voisins, d'autant plus efficace qu'ils ont été touchés plus tôt par l'onde d'excitation, déterminent la *courbe de flexion maximale*. Le fond de celle-ci se détend dès que le relâchement du « myotome initiateur » se produit. Les points culminants des flexions, au cours de la croissance, marquent le recul du point de départ de la contraction.

3° *La figuration maximale du mouvement.*

I. *Le déplacement latéral et l'inclinaison dorsale.* La déviation latérale de la tête augmente avec les progrès du développement. A une température moyenne de 18°5, chez le N° 6, elle est de 25° par rapport à la ligne médiane de repos, 23 heures après le début des mouvements ; chez le N° 2, elle n'est encore que de 25° au bout de 46 heures, mais de 35°, à la 51^e heure. Le N° 7, à une température moyenne de 12°, dévie la tête à la 7^e heure du mouvement, d'un angle de 7 à 8° ; mais à la 48^e heure, après des phases de grande activité provoquées par des échauffements passagers, la tête se déplace de 30°.

La courbe, dans son développement, conserve les caractères essentiels de celle qui existait à la fin du stade G (fig. VII) ; les figures XXI et XXIII et les descriptions faites au N° 7 indiquent suffisamment sa gradation normale. Nous signalerons quelques particularités ; la déviation de la tête est souvent inférieure à celle de la première partie de la courbe, comme on l'aperçoit pour le N° 4, sur la figure XX, et pour le N° 7, sur la figure XXI ; chez ce dernier embryon, la différence d'orientation va ensuite en s'affaiblissant (fig. XXIII).

L'inclinaison dorsale, vers le centre de courbure, persiste en même temps que la déviation latérale (N° 3).

Les deux parties de la courbe de chaque côté du fond, sont de longueur et de rayon différents ; l'antérieure est plus courte, de rayon plus petit, et passe rapidement la ligne médiane ; la postérieure s'allonge au contraire et n'atteint la ligne médiane, vers le tiers postérieur du corps, que par l'intermédiaire d'un territoire d'abord inerte, dans les premières 24 heures du mouvement, et qui devient contractile à la fin du stade.

Le tiers postérieur de l'embryon vient à la rencontre de la tête ; il se déplace d'abord très légèrement (fig. XXI), puis davantage (fig. XXIII) ; il présente parfois, à la fin du stade, une légère convexité en sens inverse de la courbe maximale de flexion, et l'on aperçoit aussi un petit mouvement d'avancée en masse du segment post-pédiculaire, provoqué par le raccourcissement, en flexion, de la région moyenne du corps. On commence à voir un déplacement latéral de ce segment à la 23^e heure chez le N° 6, à la 29^e heure chez le N° 3, à la 46^e heure chez le N° 2 ; le N° 7 le montre beaucoup plus tôt, dès la 7^e heure, mais le N° 4, à la 48^e heure, n'en présente encore aucun ; ces différences tiennent à la laxité plus ou moins grande de l'attache pédiculaire.

II. *Le cabrement de la conjonction complète*. Déjà chez le N° 10 du stade G, à la 3^e heure du mouvement, à 12°, quand la déviation céphalique libre ne faisait encore qu'un angle de 5 à 6°, nous avons noté le cabrement. Il est devenu très net chez tous les embryons du stade H et s'accroît avec la croissance. Voici en quoi il consiste : la tête subit un mouvement d'élévation et le tiers moyen du corps se creuse pendant le temps de la conjonction, c'est-à-dire pendant la neutralisation complète des déplacements latéraux. On ne peut donc plus parler, au stade H, comme au stade G, d'arrêt apparent des contractions ; *le cabrement est l'effet commun des deux contractions opposées*.

4° *Les conditions mécaniques du mouvement normal.*

I. *L'inclinaison dorsale* est absolument indépendante du frottement de la tête sur le vitellus (expérience du N° 3). Ses causes sont les mêmes qu'au stade G. Cependant le frottement vitellin de la région inférieure de la tête l'augmente.

II. Les notions tirées de la conformation du pédicule et du siège du mouvement dominent l'interprétation de la courbe *latérale* ; les bords

antérieur et postérieur de l'attache vitelline doivent être considérés comme des ligaments ; ils sont plus serrés que le reste du pédicule, dont la partie moyenne se relâche par suite de l'activité des myotomes. La majeure partie du territoire contractile se trouve dans cette partie moyenne, et sa contraction attire, l'une vers l'autre, les régions extrêmes du pédicule ; nous voyons la postérieure s'avancer un peu à chaque contraction vers l'antérieure, qui est la plus fixe ; entre elles, les myotomes contractés dessinent une concavité d'autant plus profonde que leur resserrement est plus puissant. Nous avons vu précédemment que le fond de la courbe désigne le myotome d'où part l'initiative de la contraction ; mais au delà des ligaments, la tête et la queue, la première en partie seulement, la seconde tout entière, sont inertes. Les ligaments antérieur et postérieur du pédicule sont les *pivots de la rotation horizontale de ces extrémités*, dont l'orientation, passive en grande partie, n'est guère modifiée que par les résistances particulières des bords de l'attache vitelline.

II. *Le cabrement* résulte de ce que les fibres musculaires sont développées en plus grand nombre au-dessus de l'axe chordal qu'au-dessous de lui et que, pendant l'opposition latérale de leur contraction, seul, le raccourcissement des fibres situées au-dessus de l'axe de la chorde, dans les deux chaînes myotomiques, peut s'exécuter, en courbant l'embryon suivant une concavité dorsale.

5° *Les variétés de mouvement et leurs causes.*

Si l'on met à part l'étendue du déplacement qui dépend de la croissance, et, pour un âge déterminé, des conditions de milieu, on peut affirmer que toutes les variétés d'aspect que présente la contraction résultent de causes mécaniques.

I. *Influence du pédicule.* Les rapports de l'embryon avec le support pédiculaire règlent la plupart d'entre elles ; l'attache est plus ou moins serrée dans l'ensemble ou suivant les régions ; il en résulte de petites différences dans la forme de la courbe. Sans entrer dans le détail des divers aspects, nous signalerons les variétés caractéristiques.

a) *Le type à partie postérieure du tronc immobile.* Le N° 4 a son attache vitelline tellement serrée qu'en dehors du territoire contracté, le tronc ne peut effectuer aucun déplacement (fig. xx) ; cependant l'embryon, qui a déjà 38 myotomes, est à la fin du stade H.

b) *Le type à tête fixée et à mouvement vermiciforme.* Chez le N° 1, c'est

encore l'attache serrée du pédicule que l'on doit incriminer pour expliquer la variété du mouvement; la saillie du prosencéphale reste engagée dans la même encoche vitelline où nous la voyons immobile depuis le stade G; ce maintien de la tête est favorable à l'étude de l'onde propagée.

II. *Influence des tractus glaireux.* Nous n'avons pas observé d'embryon naturellement renversé, ou dont l'un des mouvements soit constamment empêché par un obstacle mécanique; c'est artificiellement, par la manœuvre de la coque, qu'ayant réussi à coucher le N° 6 sur le côté D, nous avons vu le déplacement tout à fait annihilé de ce côté pendant 15 minutes. Sans aucun doute, la contraction D a continué de se produire; seul son effet paraît avoir été empêché.

Le renversement de l'embryon par le tiraillement des glaires est exceptionnel et toujours accidentel dans l'ontogenèse normale, où la suspension de la coque, par les vrilles, lui assure une position fixe. La dissolution des glaires a commencé autour de l'embryon; pour qu'il perde la liberté de ses déplacements, il est nécessaire qu'une agitation considérable, un changement dans la suspension de l'œuf, modifie l'équilibre de celui-ci et force l'embryon à changer de position; à la profondeur où sont généralement déposés les œufs, les occasions d'un tel bouleversement, dans le milieu naturel, doivent être très rares.

6° *La durée du stade H.*

Il importe de fixer le moment où le stade se termine, aux températures d'élevage des embryons observés. Pour y parvenir, nous avons pris pour guides, *sur le vivant*, les phénomènes les plus apparents, relatifs à la croissance et au fonctionnement: 1° l'étendue de l'onde propagée; 2° le déplacement de la tête; 3° le rapport variable des trois segments du corps, délimités par la longueur de l'attache pédiculaire; 4° l'aspect de la plaquette auditive. Les renseignements anatomiques précis que nous donnons d'autre part, au début du stade I, sur des embryons observés pendant la vie, avant leur fixation, sont aussi des points de repère précieux pour fixer la fin du stade H.

1° *La propagation de l'onde.* Nous constatons, par exemple, que les embryons N°s 1, 2, 3, à trois fentes branchiales caractérisées (stade I), ont une propagation de contraction allant jusqu'au 18^e myotome; nous jugeons donc que chez l'embryon N° 1 (II¹) du stade H, où l'onde se propage jusqu'au 16^e myotome, c'est-à-dire jusqu'au 1/3 postérieur du

corps, le stade H touche à sa fin ; or cet embryon se trouve à la 49^e heure du mouvement, à 17° de température. De même le N° 2 (e), à la 51^e heure du mouvement, effectué à 18-20°, se contracte jusqu'au 1/3 postérieur ; le N° 4, à une température de 18°, étend sa contraction, à la 48^e heure, jusqu'au 15^e segment. Nous avons donc, par l'extension de l'onde propagée, des renseignements suffisamment concordants pour conclure qu'en deux jours environ, vers 18° de température, les embryons parcourent le stade H.

2° *Le déplacement céphalique*, chez le N° 2, arrivé à être de 35° relativement à la ligne médiane de départ, à la 51^e heure ; nous constatons d'autre part, au début du stade I, une valeur angulaire de l'abduction céphalique, de 40°.

3° *Le rapport des segments du corps* se modifie ; la tête s'allonge et la région post-pédiculaire s'accroît. Cette dernière est contenue quatre fois environ dans la longueur totale vers le milieu du stade. Quand on dit qu'à la fin du stade, la propagation parvient jusqu'au 1/3 postérieur (N°s 1 et 2), elle n'est donc pas encore au bord postérieur du pédicule.

4° *La plaquette auditive* ne montre pas encore de cuvette centrale chez le N° 3, à 29 heures du mouvement, à 18° de température. La configuration du placode en cuvette est nettement caractéristique du stade I.

L'évolution de la rampe cervicale ne peut être précisée sans la technique des coupes. Cependant nous avons saisi, chez divers embryons, et surtout chez l'embryon F (fig. XIX et Pl. VII), les indices d'une multiplication sur place des myotomes occipitaux, dont nous avons fait état dans l'étude anatomique ; elle se produit vers le milieu du stade. Nous remarquons chez le N° 4, à la 48^e heure du mouvement (fig. XX), que le premier myotome horizontal du tronc est le 8^e ; il a rang de troisième myotome sus-pédiculaire ; au stade I, nous le verrons devenir le premier sus-pédiculaire.

Ces caractères sont contemporains de la présence sur la face latérale de deux poches branchiales et le stade H finit quand la 3^e apparaît ; mais, sur l'embryon vivant observé dans la coque, il est nécessaire, pour marquer l'âge, de se servir surtout des caractères de la face dorsale et des phénomènes de mouvement. C'est grâce à la réunion des diverses observations ainsi faites que nous pouvons fixer à 48 heures, à la température de 18°, la durée du stade H.

CHAPITRE IV

Le stade I

Les auteurs allemands ont pris l'habitude de désigner ce stade par la lettre J; c'est la lettre I qu'emploie BALFOUR; la lettre J peut prêter à confusion parce que VAN WYHE (1882) décrit un stade J intermédiaire aux stades I et K. Nous adoptons la division Balfourienne.

§ I. DESCRIPTION DES EMBRYONS

I. Caractères anatomiques

- 1° La gradation des caractères d'après leur valeur pour la sériation (p. 356). — I. La présence de trois fentes branchiales (p. 357). — II. Le rapport de la longueur du segment post-pédiculaire à la longueur totale $\frac{L.t.}{L.pp.}$ (p. 357).
- 2° Etude particulière des embryons. — N° 1, Embryon E (fig. XXIV) (p. 359); N° 2, Embryon D (fig. XXV) (p. 361); N° 3, Embryon SI (fig. XXVI) (p. 362); N° 4, Embryon H (fig. XXVII) (p. 364); N° 5, Embryon I² (fig. XXVIII-XXXI) (p. 365); N° 6, Embryon IIx° (fig. XXXII) (p. 372); N° 7, Embryon IIx¹ (p. 373).
- 3° Comparaison des embryons décrits avec le type I de BALFOUR (*Pristiurus*) (p. 374).

Nous examinerons successivement sept embryons de ce stade en allant du plus jeune au plus âgé. Ils ont été étudiés à la fois sur le vivant et après fixation. Nous avons condensé sur quelques figures les détails de leur organisation. Ce sont les embryons E, D, S¹, H, I², IIx° et IIx¹. Leurs mouvements et leurs réactions aux stimulants mécaniques sont consignés plus loin. Avant d'étudier chacun de ces embryons en particulier nous exposerons les principes qui nous ont guidé dans leur classement.

1° LA GRADATION DES CARACTÈRES D'APRÈS LEUR VALEUR
POUR LA SÉRIATION

Il importe de ne pas classer à la légère les embryons, d'après des caractères sujets à variation. D'une manière générale, la taille des embryons, même à l'intérieur d'une espèce, est une notion absolument insuffisante pour fixer leur âge. Le nombre des myotomes sur lesquels beaucoup d'auteurs s'appuient est incertain et ne donne qu'une fausse apparence d'exactitude; on en compte un nombre différent suivant les procédés d'éclairage, de fixation, d'enrobage, et il n'est jamais absolument sûr. Chez un *Torpedo*, RUCKERT (1906, fig. 782, p. 1098) trouve deux fentes branchiales contemporaines de 17 protovertèbres, tandis que

le type G des ZIEGLER, pris chez *Torpedo*, possède déjà 20 protovertèbres quand il montre la première indication de la 2^e fente. On pourrait multiplier les exemples. La numération est particulièrement difficile dans la région cervicale, où les myotomes sont susceptibles de multiplication (Voir stade H), et dans la région caudale, où ils naissent.

Suivant les principes émis dans une étude précédente (1917a) nous considérons les points de repère d'un classement rapide, au stade I, comme étant au nombre de 2.

I. *Le caractère principal* est la présence de trois fentes branchiales A la suite de BALFOUR nous tenons ce caractère pour fondamental.

Une 4^e fente classe l'embryon au début du stade K. Les embryons E et D ont une 3^e fente déjà large, peu haute, mais déjà bien encadrée de bords sombres, placée au-dessus de la partie moyenne du péricarde; les autres embryons, plus âgés, ont une fente plus élevée, plus étroite et portée plus avant au-dessus du cœur. Aucune des fentes n'est percée; le terme fente est donc impropre; il a prévalu, mais il vaut mieux dire poche branchiale, jusqu'à leur ouverture. Les poches ont une paroi externe saillante en dehors; cette particularité est bien visible sur les embryons qui ont subi un léger commencement de dessiccation.

Il devient difficile, au stade I, de confondre la première fente avec la cavité du premier arc mandibulaire, car cet arc, en devenant plus dense, laisse moins transparaître la cavité mésodermique qu'il renferme; à une forte lumière elle apparaît cependant, en vue latérale, sous l'aspect d'une poire à queue effilée vers l'extrémité inférieure de l'arc et à grosse extrémité ampullaire dorsale; celle-ci s'étend un peu plus haut que la ligne prolongée du toit pharyngo-branchial, si du moins la tête n'est pas trop courbée, et elle s'élève ainsi au-dessus du bord inférieur de la chorde dorsale dont on peut voir passer l'extrémité, recourbée en crochet, dans son territoire transparent. La poche branchiale N° I, en montant un peu sur les côtés de la chorde, permet aussi de distinguer le bord inférieur de celle-ci (fig. xxv et xxix).

II. *Le rapport de la longueur du segment post-pédiculaire à la longueur totale*, $\frac{L. t.}{L. pp.}$, vient, en second lieu, classer les embryons à l'intérieur du stade. Les longueurs totales, isolées, sont insuffisantes; elles sont variables, au même âge, suivant les individus et les circonstances du développement; on n'obtient quelque précision qu'en recherchant les dimensions relatives des divers segments. Nous avons trouvé que le rap-

port entre la longueur du segment postérieur à l'attache vitelline et la longueur totale, fixait une étape anatomique précise et constituait un moyen commode et sûr de sériation ; en effet, d'un côté, le centre caudal d'accroissement entre à ce moment en grande activité, de l'autre, le segment s'allonge par le rétrécissement longitudinal du pédicule ; ces deux phénomènes concourent au même but, l'augmentation du segment post-pédiculaire, et sont des facteurs importants de l'équilibre des mouvements. Les autres régions grandissent aussi ; la tête, par exemple, est portée en avant, mais, proportionnellement, leur extension longitudinale est moindre. La relation du segment post-pédiculaire à la longueur totale apporte donc un renseignement intéressant sur la croissance graduelle et générale du corps.

Au point de vue pratique, la mesure du segment postérieur est presque aussi facile à ce stade que celle de la longueur totale ; car le pédicule fait, avec l'arrière-tronc, un angle qui ne laisse aucune incertitude sur le point de son insertion. Le rapport indique combien de fois le segment post-pédiculaire est contenu dans l'axe longitudinal, et il garde sa valeur sur les animaux fixés, comme sur les vivants, parce que l'action des solutions fixatrices peut être considérée comme s'exerçant également sur chaque région de l'embryon.

Nous constatons la valeur régulièrement décroissante de ce rapport sur les embryons étudiés anatomiquement des stades H et I. Au stade H le rapport donne le chiffre 4, à la fois pour l'embryon S III $\left(\frac{4}{1}\right)$ et pour l'embryon F $\left(\frac{3,32}{0,82}\right)$. Au stade I, nous voyons, sur les 7 embryons décrits, le chiffre baisser à mesure que la queue grandit. L'embryon E donne le rapport suivant : $\frac{3,5}{0,9} = 3,88$; le D, $\frac{3,5}{1} = 3,5$; le S¹, $\frac{4,40}{1,30} = 3,4$; le H, $\frac{4}{1,3} = 3,07$; le I², redressé, $\frac{4,25}{1,45} = 2,93$; le II x⁰, $\frac{4,25}{1,5} = 2,83$; le IIx¹ $\frac{4,25}{1,6} = 2,65$. On peut estimer que, chez *Scylliorhinus canicula*, le stade I contient les rapports $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}}$ de la valeur de 4 à 2,5 et l'on peut sérier, à l'intérieur de ce stade, les embryons en trois groupes, suivant le degré de leur croissance souligné par le rapport : le 1^{er} groupe a un rapport qui va de 4 à 3,5 ; le 2^e groupe, un rapport de 3,5 à 3 ; le 3^e groupe, un rapport de 3 à 2,50.

Tous les embryons ont été fixés en place, sur le vitellus, quand ils

étaient vivants, afin d'obtenir, dans les relations de l'animal avec le pédicule, une attitude aussi voisine que possible de la réalité. L'estimation des longueurs totales a été faite sur le vivant, à travers la coque, chez deux embryons observés seulement au point de vue physiologique; le N° 10 (*SBa*³) a 5 mm. 5; le N° 11 (*SBa*²), 6 mm.; ils appartiennent probablement au 3^e groupe du stade I, car le N° 5 (*I*²) qui a un rapport $\frac{L.t.}{L.pp.} = 2,93$, avait, à l'état frais, un peu plus de 5 mm.; mais, en raison de leur élevage différent, rien ne peut être affirmé.

2° ETUDE PARTICULIÈRE DES EMBRYONS

N° 1, EMBRYON E, fig. XXIV, $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3,88$.

Fixé pendant 20 minutes dans un mélange à parties égales de liqueur de Zenker et de formol à 20 p. 100, il est examiné dans l'alcool à 96°. La 3^e fente n'est pas aussi nette que les deux autres, elle est large, peu haute, à bords encore un peu flous, et placée sur le milieu du toit péricardique. En considérant comme 7^e myotome le segment placé au bas de la rampe cervicale, on compte 26 myotomes jusqu'au bord postérieur du pédicule et 11 myotomes visibles au delà, ce qui donne un total de 37 *protovertèbres*. Sauf dans les régions extrê-

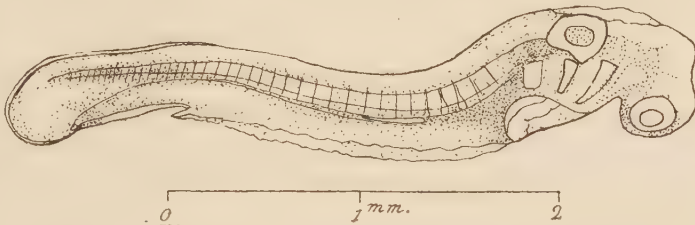


FIG. XXIV. Embryon fixé E (N° 1, Anatomie et mouvement du stade I) $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3,88$.
Face latérale droite vue en lumière réfléchie : 3 poches branchiales; plaque auditive en cuvette; Pronéphros visible. Papille cloacale en formation devant le bouton terminal.

mes, le bord dorsal des myotomes dépasse le bord dorsal de la chorde et monte sur le quart environ de la hauteur de la moelle, dans toute son étendue; en raison de la plus grande épaisseur de celle-ci, en avant, les myotomes sont aussi plus étendus en hauteur de ce côté.

La plaque auditive est large et présente nettement une cuvette centrale et des bords étalés; elle est située au-dessus de la 2^e fente, mais elle déborde par ses parties antérieure et postérieure sur les arcs voisins. L'œil, plus saillant, est muni d'une lentille bien visible. La courbure de la tête s'accroît de telle sorte que les saillies du mésencéphale et du

prosencephale se trouvent maintenant presque sur le même plan vertical. Un sillon assez net accentue, du côté du mésoblaste préchordal, la division de l'archencéphale, visible sur le devant de la tête dès le stade précédent (fig. XVI, XVII, XVIII) ; la fissure rhombo-mésencéphalique devient aussi plus marquée à l'extérieur. Le 4^e ventricule s'est beaucoup dilaté et élargi transversalement ; on y aperçoit déjà les modifications importantes que nous décrirons plus loin sur l'embryon I², parce qu'elles y sont plus prononcées ; on y constate l'apparition de deux renflements nouveaux de la paroi latérale : l'un, placé au-devant du seul neuromère du trijumeau présent au stade H, et que l'on peut nommer neuromère trochléaire, l'autre, intermédiaire aux VII^e et IX^e nerfs et que l'on peut appeler neuromère acoustique.

En cherchant à dénombrer les divisions myotomiques de la région occipitale, on compte un premier myotome bien visible au-dessus et un peu en arrière de la 3^e fente, puis deux petits segments séparés par un intervalle clair, puis un myotome plus long mais coupé d'une traînée foncée qui le partage verticalement, enfin au bas de la rampe un gros myotome qui commence la série des protovertèbres les plus puissantes du corps ; il semble justifié de penser qu'un myotome doit se trouver dans le territoire sombre immédiatement post-auriculaire de la IX^e paire, myotome que nous n'avons pu distinguer ; aussi comptons-nous, comme 7^e, le segment placé à la jonction du cou et du tronc, au bas de la rampe. Nous estimons donc, qu'au début du stade I, comme au stade H, l'angle qui sépare la partie antérieure ascendante de la partie horizontale du tronc, correspond approximativement à la limite de la tête et du tronc.

Le tube cardiaque commence à présenter quelques sinuosités ; il est large en arrière, au coin postéro-inférieur du péricarde où il naît, puis, après avoir pris d'abord une direction presque verticale, il se coude nettement en avant et aboutit en diminuant de calibre sous le territoire de la 2^e fente. Le pédicule a été coupé presque au ras de la paroi cardiaque et du limbe caudal, et n'indique pas l'élargissement des cavités coelomiques que nous reconnâtrons plus tard. Son territoire est assez étendu, car il a 1 mm. 5 de longueur, pour une longueur totale de 3 mm. 5 ; il tient donc 2 fois 33 dans celle-ci ; il est relativement plus court qu'au stade H, chez *SIII* (fig. xv). où il n'est contenu que deux fois dans la longueur de l'embryon.

Deux caractères importants doivent encore retenir l'attention : 1^o la

présence d'une saillie longitudinale, ayant l'aspect d'un bâtonnet, placée au dôme de la cavité abdominale, de chaque côté de la corde, le long des myotomes 10, 11, 12, et qui se montre en transparence, comme une zone sombre, placée en dehors et un peu au-dessous du bord ventral de la corde. Elle répond au *pronéphros* dont nous avons aperçu l'origine au stade H (embryons SIII et F). Le pronéphros n'a pas changé de place, il n'a pas reculé ; si l'on considère sa situation, vis-à-vis du dernier myotome bien visible de la rampe cervicale, classé 4^e chez SIII, 7^e ici, c'est toujours 3 myotomes plus loin qu'il débute ; seulement les myotomes situés en avant du dernier cervical ont augmenté de nombre (Voir Embryon F, stade H).

2^o Le 2^e point d'organisation qui nous paraît important est la *naissance de l'ampoule cloacale*. Au-devant du bourgeon terminal à l'endroit où précédemment, au stade H (fig. XVI et XVIII), les parois ectodermique et endodermique étaient indépendantes, nous voyons maintenant leur fusion (fig. XXIV) ; sur le reste du segment post-pédiculaire, aucune nouvelle rencontre de ces feuillets n'existe. Cette union marque l'origine de ce qu'on appelle communément et improprement « l'anus », et qui est le cloaque. En arrière de lui nous voyons, sur les embryons suivants, *naître la queue* ; toute la partie du segment post-pédiculaire située en avant du point de jonction des feuillets appartient au tronc.

N^o 2, EMBRYON D, fig. XXVI, $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3,5$.

Fixé pendant une demi-heure dans un mélange formol-Zenker, il

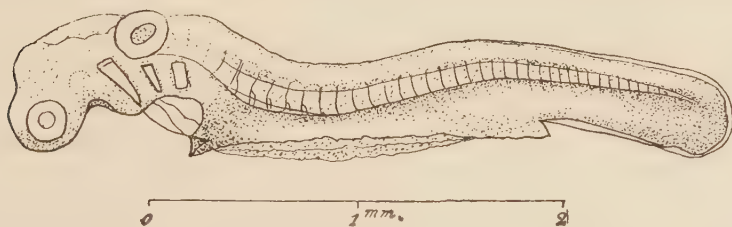


FIG. XXV. Embryon D fixé (N^o 2, Anatomie et mouvement du stade I) $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3,5$. Face latérale G, vue en lumière réfléchie la papille cloacale se détache du bouton terminal et situe en arrière d'elle la naissance de la queue. Les sacs cœlomiques se dilatent ; on voit la somatopleure soulevée, à distance des 2 feuillets endodermiques recouverts de la sphanchopleure.

est à peine différent du précédent ; la 3^e fente branchiale est au même point. Nous n'indiquerons que les particularités qui rendent sa figuration intéressante. Le mamelon cloacal est placé un peu en avant du bourgeon

terminal de la queue; il est séparé de celui-ci par une légère encoche endodermique, ornée d'un limbe ectodermique. On peut constater nettement les deux neuromères antérieurs du rhombencéphale, trochléaire et trigéminal; le neuromère du facial est tout contre le bord de la plaque auditive et séparé du trijumeau par le neuromère intermédiaire, sans racine dorsale, situé au-dessus de la 1^{re} fente branchiale. A travers le haut de l'ampoule mandibulaire semble se montrer le crochet antérieur de la chorde dorsale.

Le pédicule, coupé au ras de l'animal, montre à la fois (fig. xxv) la paroi somato-pleurale externe et une double coupe plus interne, représentant l'endoderme recouvert de la splanchnopleure. Si l'on examine la terminaison antérieure de la cavité intestinale ouverte, on voit qu'elle est fermée, du côté du péricarde, par une cloison de séparation. On compte 38 *protovertèbres*, dont la 26^e est placée au-dessus du bord pédiculaire postérieur.

$$\text{N}^{\circ} 3, \text{ EMBRYON SI, fig. xxvi et xxxiii; } \frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3,4.$$

Fixé au formol neutre à 10 p. 100 et conservé dans ce liquide, il est moins rétracté, moins cassant et beaucoup plus transparent que les précédents. La figure xxxiii, dessinée sur le vivant, montre la tête et la queue un peu plus relevées au-dessus du vitellus que la figure xxvi, faite après la fixation. La 3^e fente, haute et étroite, est portée au-dessus du tiers antérieur du péricarde. La conservation du pédicule permet de décrire exactement sa constitution. De chaque côté de l'abdomen, si l'on regarde dorsalement, on aperçoit une éminence demi-transparente. Sa partie la plus élevée (fig. xxvi) se trouve derrière la région cardiaque; elle atteint à ce niveau la hauteur de la région abdominale; de là, elle diminue en descendant vers l'arrière et finit avant d'atteindre le bord postérieur du pédicule; sur le côté, elle forme un plan incliné qui rejoint la surface de la boule vitelline à un millimètre et demi environ de la ligne médiane. Sous le binoculaire, nous l'avons sectionnée parallèlement à l'axe longitudinal du corps, à 1 mm. environ de celui-ci; nous pénétrons ainsi dans sa cavité et nous la reconnaissons comme celle du coelome extra-embryonnaire dont l'aspect dorsal à un âge plus avancé a été présenté par RUCKERT (1906) sur plusieurs figures (fig. 785, 786, 792, 793). C'est donc la somatopleure qui a été sectionnée et la cavité ouverte se trouve être un diverticulum de la cavité péritonéale; elle s'étale en avant dans la région pédiculaire à la surface de la boule

vitelline et se rétrécit en arrière autour de l'intestin. On aperçoit, par l'ouverture, la splanchnopleure ; elle saille à l'intérieur du coelome dit « extra-embryonnaire » et en forme la paroi interne. Il se forme donc, en avant de l'abdomen deux culs-de-sac coelomiques distincts, séparés par la cavité intestinale médiane. La paroi ventrale de celle-ci n'est encore formée que par l'endoderme vitellin, et il n'existe pas d'espace sous-intestinal par lequel les cavités coelomiques puissent se rejoindre en avant, sur la ligne médiane.

Le nombre des protovertèbres est de 40, en comptant comme 7^e celle qui est placée au bas de la rampe cervicale, et qui se trouve maintenant occuper la seconde place au-dessus du pédicule vitellin, derrière le

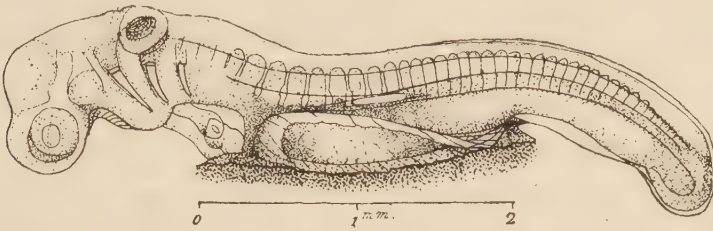


FIG. XXVI. Embryon fixé SI (N° 3, Anatomie et mouvement du stade I) $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3,4$. Face latérale gauche. Le coelome extra-embryonnaire est ouvert. Baguette du pronéphros. Le cœur constitué de deux chambres auriculaire et ventriculaire séparées par un orifice, n'a pas encore battu. (Voir fig. XXXIII la même face dessinée sur le vivant.)

cœur. Le myotome, placé au-dessus du bord postérieur du pédicule, est le 24^e ; les plus larges segments sont les 6^e, 7^e, 8^e, 9^e et 10^e ; en avant d'eux, les myotomes décroissent rapidement de volume. Entre les myotomes les plus larges, l'intervalle clair de séparation est plus net ; il s'élargit en forme d'ampoule au niveau et au-dessous du bord inférieur de la chorde ; on voit, par transparence, un large hiatus lumineux en forme de croissant, concave en haut, entre la chorde qui se redresse pour devenir occipitale et la paroi endodermique pharyngo-intestinale sous-jacente. Ces détails d'organisation existent au stade H, mais ils se précisent au stade I. Nous retrouvons vis-à-vis des 10^e, 11^e, 12^e myotomes, au-dessous de la chorde, la baguette saillante et dense du pronéphros.

L'ampoule cloacale est plus apparente et se dégage nettement du bourgeon caudal. Le canal neurentérique est visible, sauf dans la continuité postérieure de la chorde, au milieu du centre d'accroissement terminal, où la compacité des tissus est très grande.

Le cœur présente manifestement deux parties, une oreillette posté-

rieure plus volumineuse et un tube ventriculo-bulbaire antérieur, moins large ; les deux parties communiquent par une région orificielle, vue très nettement sur le vivant, comme il est marqué sur la figure ; le cœur ne bat pas.

Le 4^e ventricule est très étalé, on voit les origines des V^e, VII^e et IX^e paires telles qu'elles sont figurées ; le territoire de la V^e forme une large saillie qui s'étend de la première fente branchiale au mésencéphale ; on peut y distinguer facilement deux zones, l'une postérieure, l'autre antérieure, séparées en bas par la proéminence extérieure de la cavité mandibulaire ; la première constitue le nerf mandibulaire qui descend directement dans l'arc de ce nom ; la saillie longitudinale antérieure correspond à la zone du nerf trochléaire, telle qu'elle a été désignée sur *Acanthias* par J. B. PLATT (1891), elle passe entre la cavité mandibulaire et la base du mésencéphale pour aboutir au-dessus de l'œil.

N° 4, EMBRYON H, fig. XXVII; $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3,07$.

Fixé à la liqueur de Zenker pendant 15 minutes, il est moins transparent que les embryons précédents ; il est un peu plus âgé. En fait de particularités intéressantes, nous signalerons la netteté de deux renfle-

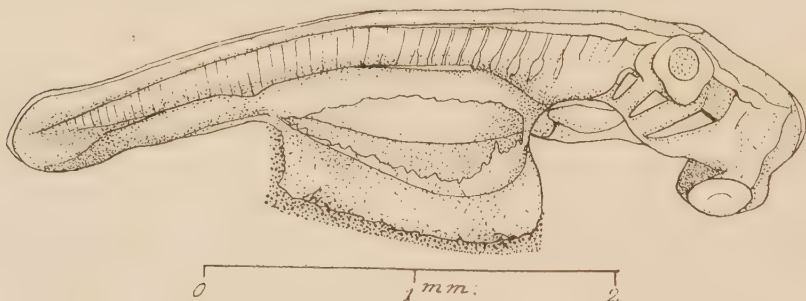


FIG. XXVII. Embryon fixé H (N° 4, Anatomie et mouvement du stade I). $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3,07$. Face latérale droite.
Coelome ouvert. Baguette du pronéphros. Début des battements du cœur

ments situés derrière celui de la IX^e paire, la baguette saillante du pronéphros qui reste placée sous les plaques vertébrales des 10^e, 11^e, 12^e myotomes, mais s'effile en arrière sur la longueur de quatre autres segments. La dissection de la cavité coelomique droite permet de montrer sa disposition et ses dimensions ; elle est plus étendue que celle de l'embryon N° 3, en avant, en arrière et sur les côtés ; on voit, par son ouverture, le rideau interne de la splanchnopleure qui tombe sur le vitellus.

Le cœur présente en arrière une oreillette arrondie séparée, par un étranglement, d'un ventricule antérieur fusiforme, dirigé vers la partie inférieure de la 2^e fente branchiale. *Il a commencé de battre*; ses contractions sont faibles, rares et vermiformes; elles cheminent d'arrière en avant et ne charrient aucun globule.

La figuration latéro-dorsale de la queue ne permet pas de voir l'ampoule cloacale. A vrai dire, il n'existe pas d'entonnoir endodermique étroit et localisé, venant par sa pointe au contact de l'ectoderme; c'est tout une région de l'endoderme qui s'abaisse vers l'ectoderme comme chez l'embryon N° 6 (IIx°), fig. xxxii; cette région « cloacale » représente à peu près le quart du segment post-pédiculaire, qui est situé derrière sa moitié antérieure; elle est séparée du bourgeon terminal par une petite encoche pourvue d'un limbe transparent.

Le nombre de segments, depuis l'oreille, est de 43; les derniers sont comme de petits grains; *on compte comme 7^e, le premier placé derrière le cœur*; c'est le 24^e qui se trouve au-dessus du bord pédiculaire postérieur.

N° 5, EMBRYON I², fig. xxviii, xxix, xxx, xxxi; $\frac{L.t.}{L.pp.} = 2,93$.

Fixé au formol neutre à 20 p. 100, il est resté transparent comme le N° 3; il est très favorable à une étude d'ensemble. Il fut d'abord enlevé vivant avec son support pédiculo-vitellin, et déposé dans un petit cristalliseur où, sous le microscope, on interrompit la conduction médullaire en réséquant complètement la moelle sur quatre métamères, les 9^e, 10^e, 11^e, 12^e.

La figure xxviii représente l'aspect de l'animal vivant vu de haut sur son support vitellin, avant l'opération. Le dessin combine les résultats de plusieurs examens, faits en transparence et par réflexion. La longueur, à l'état frais, était de 5 mm.

L'embryon est coudé vers la gauche dans son 1/5 postérieur inerte. Le limbe, du segment postérieur au pédicule, est plus élevé que chez les autres embryons décrits. On voit nettement une ampoule endodermique cloacale s'abaisser en s'amincissant vers l'ectoderme à l'union des 2/3 antérieurs et du 1/3 postérieur du segment post-pédiculaire.

L'animal est porté au-dessus de la surface vitelline par trois proéminences, une médiane et deux latérales, qui lui forment un coussin; elles sont transparentes et formées d'organes cavitaires gonflés de liquide; la médiane qui représente l'intestin n'est généralement pas

aussi largement dilatée; les latérales sont constituées par les coelomes, dont nous avons déjà montré l'origine et la disposition sur les embryons N^{os} 3 et 4 (fig. XXVI et XXVII). L'intestin et les coelomes en place se présentent d'une manière plus habituelle, sur la plupart des embryons, tels

qu'ils sont indiqués sur la figure XXXV.

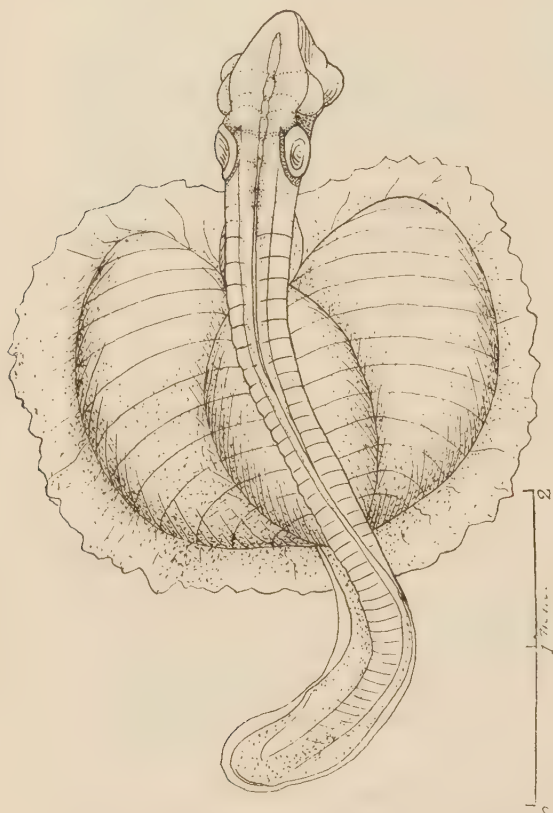


FIG. XXVIII. Embryon vivant I^o (N^o 5, Anatomie et mouvement du stade I) $\frac{L.t.}{L.pp.} = 2,93$; vue dorsale. Les sacs coelomiques sont particulièrement gonflés; la dilatation intestinale est exceptionnelle. (Voir fig. XXXV l'aspect le plus habituel des coelomes et de l'intestin.)

La lumière, transmise, passe à travers la tête en ne montrant, dans le plancher du rhombencéphale qu'une lueur médiane très étroite encadrée par des renflements latéraux très importants. Une lumière réfléchie très vive tombant dans le 4^e ventricule, à travers son toit presque transparent, le montre évasé; il présente l'aspect d'un cerf-volant très allongé, dont les coins latéraux, rapprochés de l'extrémité antérieure, se trouvent placés au-devant des neuromères de la V^e paire. Les plaques auditives, d'origine ectodermique, paraissent simplement appliquées sur la paroi de l'encéphale, dont elles restent séparées par un sillon. Le nerf facial, saillant à leur partie antérieure, semble plonger sous elles. La forme en cuvette de ces plaques est très

caractéristique; elle se remarque chez tous les embryons du stade I. On peut délimiter déjà les neuromères nerveux; mais ils seront plus apparents après la fixation (fig. XXXI).

La région cardiaque dont on aperçoit de chaque côté la saillie latérale est maintenant enfouie au fond d'un golfe formé par les expansions des deux cavités coelomiques, qui dépassent en avant l'attache pédiculaire.

Les figures xxix et xxx montrent les faces latérales par transparence après fixation ; celle-ci a réduit la longueur à près de 4 mm., mais l'embryon présente une crosse ventrale et une couture gauche du segment postérieur ; l'embryon redressé peut avoir environ 4 mm. 25. Le rapport des longueurs, devenu inférieur à 3, indique que la croissance est parvenue au 3^e tiers du stade. La place de l'ablation médullaire est nettement marquée. Sur la figure xxix, on a disséqué et ouvert le coelome extra-embryonnaire droit et montré son prolongement antérieur qui cache la partie postérieure du cœur ; le fond est formé par la splanchnopleure intacte. Sur la figure xxx, on a enlevé tout le coelome gauche,

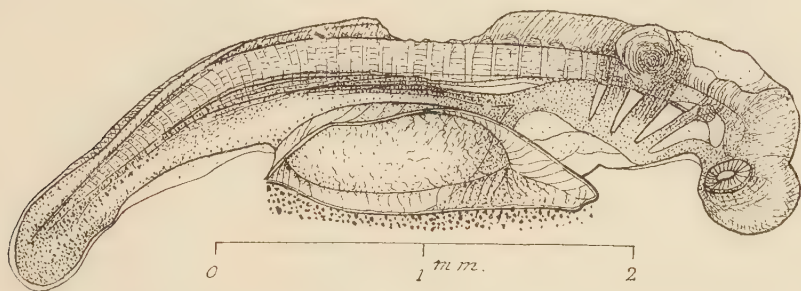


FIG. XXIX. Embryon I² fixé (N^o 5, Anatomie et mouvement du stade I) $\frac{L.t.}{L.pp.} = 2,93$. Face latérale droite en transparence. Sac coelomique extra-embryonnaire ouvert. La région sus-chordale a été enlevée au niveau des 9^e, 10^e, 11^e, 12^e myotomes.

et effondré la cavité intestinale ; l'attache de la paroi somatopleurale se voit comme un simple liseré au-dessus de la brèche intestinale.

Le nombre des myotomes est de 48 à 50, en comptant comme 7^e le premier myotome pédiculaire ; dans ces conditions, c'est le 23^e myotome qui marque la limite postérieure du pédicule.

La région postérieure est plus détaillée sur la figure xxx ; on peut y apercevoir encore le canal neurentérique ; il fait suite à une dilatation terminale du canal épendymaire, que l'on a déjà remarquée au stade H et qui se retrouve sur tous les embryons du stade I ; on voit le canal de communication tourner autour de la chorde dorsale, enfouie, à sa terminaison, dans un tissu dense, et se raccordant à l'intestin caudal par un passage étroit, ou tout au moins très aplati dans le sens dorso-ventral. L'ampoule cloacale vient nettement, sous forme d'une papille au contact de l'ectoderme, interrompant ainsi le limbe ventral du segment post-pédiculaire.

La région antéro-latérale gauche de la figure xxx, vue plus dorsale-

ment que celle de la figure XXIX, donne mieux l'idée de la saillie très forte que fait la partie dorsale du premier arc. On peut distinguer encore à son intérieur, la lueur plus claire de l'ampoule mandibulaire, cavité du 2^e somite de VAN VYHE (1882), dont la figure XXIX montre davantage l'ensemble piriforme. Les deux figures signalent qu'on a trouvé à l'angle postérieur de l'arc mandibulaire, des deux côtés, une tache plus foncée presque circulaire, qui représente probablement le 2^e placode épibranchial du trijumeau. Le 1^{er} placode est l'ophtalmique ou mésocéphalique, d'où dérive le ganglion ciliaire; il a été figuré par GOETTE (1914, pl. III, fig. 57) sur une coupe transversale de *Torpedo ocellata*, long de

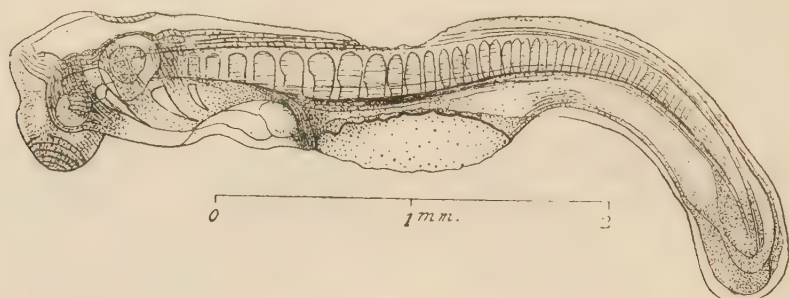


FIG. XXX. Embryon I^{er} fixé (N° 5, Anatomie et mouvement du stade I). Vue latéro-dorsale D, en transparence. Cavité intestinale effondrée; canal neurentérique visible. Papille cloacale. Ablation médullaire pratiquée au niveau des 9^e, 10^e, 11^e, 12^e myotomes.

4 mm. 5; de la région présumée de ce placode on voit se détacher, sur la figure XXX, dessinée d'un peu haut, une ligne foncée qui descend vers l'œil, le long du plafond de la cavité mandibulaire et qu'on peut homologuer au nerf ophtalmique.

Le cœur présente nettement les deux régions déjà différenciées chez les embryons précédents : l'oreillette plus large, le ventricule fusiforme, continué par un bulbe de calibre plus étroit, qui s'insère sous la 2^e fente branchiale.

Le pronéphros comprend une traînée cellulaire saillante au sommet de la cavité abdominale, plus large en avant en regard des 10^e, 11^e, 12^e métamères (fig. XXIX), qu'en arrière, où elle se rétrécit de plus en plus, en longeant la base des plaques vertébrales 12 à 17; elle se continue encore au delà par un très fin conduit, visible jusqu'au 20^e métamère du tronc; mais les figures faites en transparence ne portent, pour l'indiquer, qu'un trait plus foncé. A gauche, fait exceptionnel, le pronéphros part du 9^e myotome.

La figure xxxi, exécutée à un grossissement plus fort et sous une lumière réfléchie très intense, vient compléter nos informations sur la région céphalique. On y observe, en passant, combien l'arc mandibulaire forme un contrefort épais et saillant ; mais c'est surtout l'organisation actuelle du cerveau qui requiert l'attention. Les deux figures précédentes montraient que le mésencéphale était devenu la région la plus avancée de la tête, par suite de la flexion progressive de celle-ci au cours des stades H et I. Cependant nous devons faire remarquer que cet embryon N° 5 marque une élévation du cou moins prononcée qu'il n'existe en général et la situation, plus avancée encore du mésencéphale sur l'embryon N° 4 de la figure xxvii, tient de même à la position dans laquelle l'embryon a été dessiné. On peut donc considérer qu'*au milieu du stade* les saillies du mésencéphale et du prosencéphale se trouvent *sur le même plan vertical* (fig. xxvi) ; au début du stade, il existe encore une légère avance du prosencéphale (fig. xxiv et xxv), tandis qu'à la fin, nous constatons une proéminence légère de la région mésencéphalique. Au stade K, le prosencéphale de plus en plus fléchi se dirige nettement vers l'arrière. L'accroissement de cette flexion, qui peut être facilement mesuré à première vue, est un moyen d'apprécier le degré du développement.

Avant toute description du rhombencéphale ; nous ferons une remarque générale, valable pour toute la période où les neuromères sont visibles *in toto*, à l'intérieur du 4^e ventricule. Sur les photographies du stade H (pl. VII), nous avons vu nettement les neuromères former, dans le sens vertical, une succession de cavités ampullaires. Au stade I, vus par la face dorsale, ils ne semblent plus répondre à la définition de ORR (1887) ; ils ne sont plus séparés en dedans par une crête ; mais leur succession forme d'avant en arrière, sur le mur latéral de la cavité, une série de gonflements particuliers et non une suite de dilatations, continuant celles des cerveaux antérieur et moyen. Comment expliquer la différence d'aspect qu'ont pris les « neuromères » rhombencéphaliques à leur face interne ? Peut-être tient-elle simplement à ce que nous voyons la cavité dans le sens de la largeur, au lieu qu'elle se présente sur les photographies de l'embryon F (pl. VII) dans le sens de la hauteur ? Cependant, d'autre part, la cavité rhombencéphalique est étroite ; elle est divisée en un plus grand nombre de chambres successives que les vésicules antérieure et moyenne, et les noyaux nerveux de sa paroi se développent d'une manière précoce. Ce sont probablement les raisons pour lesquelles nous

voies apparaître très rapidement, dans chaque neuromère, une convexité latérale à la place d'une concavité primitive. Dans les coupes sagittales exécutées par DOURN (1907) chez *Raja batís* (fig. 6, 7 c, 7 d, 8 a, 8 b de la planche XXII) on aperçoit encore la concavité interne des neuromères et il est possible que les Raies aient conservé le type classique de la neuromérisation dans le cerveau postérieur. Mais chez les Scyllidae il n'en

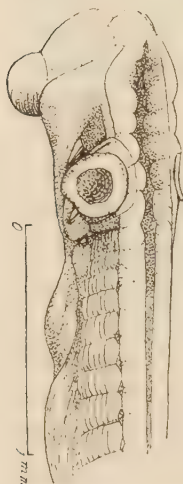


FIG. XXXI. Embryon I² fixé (N° 5, Anatomie et mouvement du stade I) déjà représenté figures XXVIII à XXXI. Face dorsale de la tête montrant à travers le voile épendymaire et cutané l'intérieur du ventricule rhombencéphalique. (Description dans le texte.)

est pas de même ; les figures 3 b et surtout 4 de la planche XX du même auteur, concernant *Mustelus vulgaris*, montrent qu'à des sillons externes correspondent des rainures internes, et qu'entre les zones rétrécies sont situés, comme sur nos dessins, les gonflements neuromériques. Les figures et descriptions de GRAPER (1913) chez les Mammifères (fig. 7-9, Mouton ; 10-11, Pore) signalent, au contraire, dans un ventricule qui paraît plus large, de véritables dilatations ampullaires rhombomériques.

L'embryon de la figure xxxi a été dessiné la tête un peu redressée, ce qui fait saillir anormalement le prosencéphale, de plus le côté droit du corps est légèrement incliné vers le bas. On voit à travers le toit du 4^e ventricule, dont la crête médiane est figurée par un simple trait, les renflements internes de la paroi nerveuse. La fosse est profonde, large dans sa partie antérieure, se rétrécissant progressivement en arrière jusqu'au canal médullaire, qui ne présente pas trace de renflement ni de sinuosité. Le ventricule, dès son entrée, derrière la fissure rhombo-mésencéphalique, se dilate au maximum ; ses angles latéraux se trouvent situés au-devant du neuromère de la V^e paire, d'où part le nerf mandibulaire. Nous avons reconnu ce neuromère sur la figure xvii de l'embryon SIII, au stade H, et la comparaison très suggestive des deux figures xvii et xxxi permet de mesurer les progrès du développement.

Le neuromère antérieur, séparé de son congénère par l'incisure médiane, a été désigné comme trochléaire et cérébelleux ; il est généralement considéré comme s'étendant jusqu'à l'angle latéral de la fosse rhomboïdale, mais actuellement on distingue, au-devant de cet angle, un autre territoire nerveux, qui se montre plus spécialement en rapport avec la racine dorsale dite « thalamique » du trijumeau ou nerf « tro-

chléaire primaire » de PLATT (1891) [voir aussi DOHRN (1907) et GAST (1909)]. DOHRN désigne le double neuromère antérieur comme trochléaire (1 et 2, pl. II, fig. 7 et suiv.); il signale, en effet, (figure 16, pl. X, et p. 170), chez *Torpedo ocellata* et chez *Raja batis*, un sillon semblable à celui de *Scylliorhinus*, qui divise en deux le long neuromère antérieur. Nos figures xxvi, xxvii et xxx indiquent que, de cette subdivision du 1^{er} neuromère du rhombencéphale, part un ruban nerveux, qui descend vers l'œil en passant derrière le mésencéphale et au-dessus de la cavité mandibulaire; il correspond au nerf trochléaire primaire. Notons tout de suite qu'au stade K nous ne verrons plus cette division, dite trochléaire, du neuromère cérébelleux.

Derrière l'angle latéral antérieur de la fosse, le neuromère de la V^e paire forme dans l'intérieur du ventricule une très forte saillie. Au-dessus de la première fente et du récessus latéro-chordal qui la prolonge en haut, se voit le neuromère sans racine dorsale, déjà apparent au stade G; il ne correspond encore à aucune formation déterminée. DOHRN (1907) le considère, à un âge plus avancé, comme le 2^e neuromère de la V^e paire et figure, chez *Raja batis*, (fig. 9 a, pl. XXII) la naissance à cet endroit d'une 2^e racine du trijumeau. Nous rappellerons que, pour VAN WYHE (1882), la première poche branchiale a pris la place de la 2^e, avortée; le neuromère intermédiaire représenterait ainsi la trace d'un segment primitif disparu.

Dans la région couverte par le placode auditif nous trouvons maintenant trois divisions du rhombencéphale. Entre le neuromère du facial et celui du glosso-pharyngien, déjà présents aux stades G et H, vient s'intercaler un neuromère que nous désignerons comme celui de la VIII^e paire, sans pouvoir, en dehors des coupes, donner à cette désignation une base anatomique précise. Ce renflement est, chez I², tout à fait distinct et les sillons qui le déterminent en dedans se continuent sur la face dorsale jusque sous la languette d'ectoderme, anormalement soulevée, autour de la cuvette labyrinthique (fig. xxxi). Au début du stade, il est moins apparent, et l'on remarque seulement un allongement considérable de la région intermédiaire aux neuromères des VII^e et IX^e paires. Le nerf facial forme un ruban épais qui se dégage sous le bord antérieur de l'oreille et descend dans le deuxième arc. Le renflement de la IX^e paire est situé à la partie postérieure du placode acoustique et le nerf qui en part se montre, sur les figures xxvi, xxvii, xxxi, souligné en arrière par un sillon profond, en coup de hache. DOHRN (1907, pl. XX,

fig. 4) donne une coupe frontale d'un *Mustelus Vulgaris* de 6 mm., passant par l'oreille, et nous ne voyons, en dedans de celle-ci, que deux neuromères ; mais la coupe passe trop bas, dans sa partie antérieure, pour montrer le neuromère du facial. *L'examen externe permet de prendre du 4^e ventricule, une vue générale plus complète que n'en peut donner la technique des coupes.*

Le neuromère de la X^e paire apparaît à la fin du stade (fig. xxxi) et l'on voit même, chez l'embryon H (fig. xxvii), l'indication d'un second renflement de la X^e paire. Plus loin, du côté du canal médullaire, il n'existe pas de division segmentaire visible. On aperçoit seulement à la face externe de la moelle, entre les plaques vertébrales, des sillons qui paraissent être le résultat d'une *pression externe* exercée sur la moelle par les tissus mésenchymateux du sclérotome.

N° 6, EMBRYON IIx°, fig. xxxii. $\frac{L.t.}{L.pp.} = 2,83.$

Observé vivant, il présente un tronc presque rectiligne jusqu'au bord postérieur du pédicule, et un segment post-pédiculaire tourné vers le bas, dont la pointe, balayant le vitellus, se déplace à peine. La propagation des mouvements s'étend jusqu'au bord postérieur du pédicule. Le cœur effectue, toutes les 3 secondes environ, à 17°, un léger mouvement vermiforme, localisé au sinus et à l'oreillette ; la large cavité de celle-ci est visiblement distincte du ventricule inerte.

Après la fixation dans une solution formolée à 20 p. 100, la longueur totale est de 4 mm. 25, celle du segment post-pédiculaire de 1 mm. 5, de sorte que le rapport de la première à la seconde est de 2,83. L'embryon, pourvu de trois fentes branchiales nettes, est dans le troisième tiers du stade I.

Le 1^{er} myotome bien visible est placé au-dessus et en arrière de la 3^e fente ; entre lui et la partie postérieure de l'oreille, il y a largement place pour deux myotomes de même volume ; nous admettons qu'il a le N° 3, mais les deux segments antérieurs supposés ne sont pas reconnaissables extérieurement ; en comptant ainsi, le segment placé juste derrière le cœur est le 8^e et c'est le 20^e segment qui se trouve

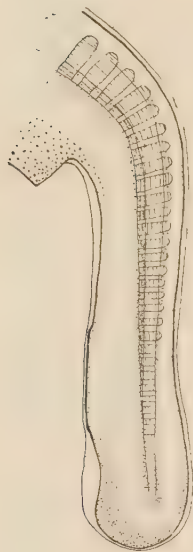


FIG. XXXII. Embryon IIx°
fixé (N° 6, Anatomie ;
N° 3, Irritabilité, du
stade I) $\frac{L.t.}{L.pp.} = 2,83.$
Face latérale gauche du
segment post-pédicu-
laire montrant la lar-
geur de l'amponle cloa-
cale qui s'étend sur le
troisième quart du seg-
ment.

au-dessus du bord postérieur du pédicule. Il existe en tout 44 myotomes. La plupart des myotomes du tronc montent presque à mi-hauteur de la moelle ; mais, à partir du 39^e, ils baissent rapidement jusqu'au ras de la corde.

On voit le canal neurentérique mieux qu'aux stades précédents et il n'y a qu'un détroit léger à son débouché dans le canal caudal ; celui-ci est encore très court. C'est surtout pour montrer la *forme large de l'ampoule cloacale* que la figure xxxii a été dessinée ; en effet, le contact de l'endoderme et de l'ectoderme s'établit sur la longueur des neuf derniers myotomes, tenant plus du troisième quart du segment post-pédiculaire ; il y a un approfondissement en cuvette de l'intestin qui descend au contact de l'ectoderme ; celui-ci ne semble pas modifier cependant sa direction linéaire, et conserve sa paroi transparente en passant au-dessous de l'endoderme.

$$\text{N}^{\circ} 7, \text{EMBRYON IIa}^1 \frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 2,65$$

Examiné vivant, il montre très nettement trois fentes branchiales fermées. On cherche à définir le nombre des myotomes occipitaux ; vus dorsalement et un peu de côté, sous un éclairage oblique, deux sont visibles entre l'oreille et la 3^e fente ; on les retrouve à l'examen latéral en transparence. Derrière la 3^e fente, un 3^e segment musculaire peut être délimité ; il est suivi, sur la rampe cervicale descendante, de 4 segments très apparents, dont les cloisons intermétamériques sont parfaitement dessinées. On peut donc considérer comme 8^e myotome le 1^{er} post-cardiaque, sus-pédiculaire. Le pronéphros naît exceptionnellement un myotome plus avant, à gauche (9^e) qu'à droite (10^e), comme chez I², fig. xxx. L'oreille est toujours en forme de large cuvette. Les sacs coelomiques extra-embryonnaires sont bien apparents ; ils dépassent en avant le bord antérieur du pédicule, de chaque côté du cœur, comme chez le N^o 5 (fig. xxix). En arrière du pédicule, la cavité coelomique, tubulaire, est gonflée ; cela semble naturel puisqu'elle est en communication avec les sacs extra-embryonnaires distendus (BALFOUR, M. E., vol. IV, pl. II, fig. 8).

Le cœur présente trois cavités distinctes : le sinus et l'oreillette, larges, l'entonnoir ventriculo-bulbaire plus étroit et allongé. Il bat toutes les 5 à 6 secondes à 16° ; l'oreillette se contracte, 1/6 de seconde environ après le sinus, mais l'onde ne se propage pas sur toute la longueur de la région ventriculo-bulbaire et s'arrête à son premier tiers.

Après fixation au liquide de Bouin pendant 3 heures, on constate que

le conduit pronéphrétique, ou tube archinéphrétique, se prolonge au delà du pronéphros jusqu'au tiers postérieur du pédicule. A la tête, on aperçoit le nerf trochléaire ou pathétique, qui va rejoindre le nerf ophthalmique profond du trijumeau. On ne voit pas la III^e paire et on ne distingue pas encore la fossette nasale.

Le segment post-pédiculaire mesure 1 mm. 06, le pédicule a une longueur de 1 mm. 20 et la tête une longueur de 1 mm. 45. Ces indications classent l'embryon à la fin du stade I.

3^o COMPARAISON AVEC LES TYPES CLASSIQUES.

I. *Le type de BALFOUR.* C'est l'embryon N° 3, S¹, qui ressemble le plus à celui de la figure de BALFOUR (1876, M. E., pl. VIII, fig. 1), mais la fixation que nous avons faite sur place le montre plus droit et naturellement placé entre les sacs coelomiques latéraux. Le type de BALFOUR présente une courbure, à concavité ventrale, qui est une véritable déformation. D'après les longueurs relatives des segments, mesurés sur la figure qui le représente, le type Balfourien ne serait pas encore arrivé à la moitié du parcours de l'étape I. Cependant rien ne peut être affirmé puisqu'il s'agit d'une autre espèce, *Pristiurus*. Nous sommes entièrement d'accord avec BALFOUR pour tous les caractères anatomiques qu'il attribue au stade. Par contre, au point de vue physiologique, il n'aperçoit que très tard, au stade I (M. E. p. 291), le début des mouvements que nous avons trouvés chez *Scylliorhinus canicula*, dès la fin du stade G.

II. *L'embryon des ZIEGLER*, dit « intermédiaire » aux stades I et K, étant parvenu, en réalité, à la 3^e étape du stade K, comme nous le verrons dans un prochain mémoire, nous n'en parlerons pas ici.

II. — Analyse du mouvement

N° 1 et 2, Embryons D et E (fig. XXIV et XXV) (p. 375) ; N° 3, Embryon SI (fig. XXVI et XXXIII) (p. 376) ; N° 4, Embryon H (fig. XXVII et XXXIV) (p. 377) ; N° 5, Embryon I² (fig. XXVIII et XXXI) (p. 378) ; N° 6, Embryon h (fig. XXXV) (p. 378) ; N° 7, Embryon BI¹ (fig. XXXVI) (p. 380) ; N° 8, Embryon z (p. 382) ; N° 9, Embryon SBa¹ (p. 383) ; N° 10, Embryon SBa² (fig. XXXVII) (p. 384) ; N° 11, Embryon SBa³ (fig. XXXVIII) (p. 385).

Nous décrivons d'abord les mouvements des 5 premiers embryons qui viennent d'être étudiés anatomiquement. Nous donnons ensuite l'observation de 6 embryons, dont les trois premiers ont été élevés à plus haute température que les trois suivants. Le degré de leur croissance est marqué par le rapport L.^f. : L.pp. dont la valeur décroît de 4 à 2, 50, pendant le stade I, à mesure que s'avance le développement.

N^{os} 1 et 2, EMBRYONS E et D, fig. XXIV et XXV. Coque ouverte. Température 20°. $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3,88$ et 3,5.

Ces deux embryons, d'âge très voisin, présentent les mêmes réactions.

29 juin 1914, 12 heures. *Rythme*. On observe plusieurs attitudes successives, qui durent, chacune, plusieurs minutes ; c'est la preuve d'une égalisation remarquable des deux rythmes latéraux, malgré la température élevée. Chaque révolution comprend 6 temps. Les combinaisons suivantes sont notées :

a) La tête, déplacée par la contraction, revient en détente passive à la ligne médiane ; à ce moment, survient la contraction opposée qui emporte tout de suite la tête en sens inverse ; elle est suivie d'un retour passif, puis d'une pause qui égale la durée d'un déplacement unilatéral complet. La formule du rythme est : 1, D ; 2, r ; 3, G ; 4, r ; 5, 6, P.

b) Un temps de pause s'intercale entre chaque mouvement d'aller et retour, au 3^e et au 6^e temps.

c) Les deux contractions se suivent immédiatement, sans interposition d'une détente ; mais la pause, après le retour passif du 2^e mouvement, s'allonge à 3 temps.

d) Parfois, d'une manière anormale, surviennent trois contractions consécutives : mais la température dépasse alors 20°.

Attitude de flexion maximale. La déviation céphalique est de 40° environ ; le segment post-pédiculaire est entraîné mécaniquement ; la courbe sus-pédiculaire se prolonge jusqu'au 18^e métamère du tronc. Il existe, avec le déplacement latéral, une *inclinaison dorsale céphalique très prononcée*, et un commencement d'inclinaison dorsale du segment postérieur, vers le centre de courbure.

16 h. 30. Les perturbations du rythme sont plus fréquentes et les séries de chaque combinaison moins longues ; on assiste à quelques répétitions de la contraction précédente, aussitôt après le retour passif ; ces troubles coïncident encore avec une élévation légère de la température au-dessus de 20°.

17 h. 30. Fixation de l'embryon D, pendant 30 minutes, au mélange de Formol à 20 p. 100 et de liqueur de Zenker ; il se produit avant la mort une dizaine de mouvements très vifs et subintrants, exécutés d'un côté à l'autre, sans aucune pause intermédiaire (fig. XXV).

19 heures. Fixation de E, 20 minutes au F-Z (fig. XXIV).

N° 3, EMBRYON SI fig. xxvi et xxxiii. Coque ouverte. Température
 $18^{\circ} \text{C. } \frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3,4.$

10 juin, 16 heures. Reçu de Roscoff à 15 h. 30, il est aussitôt examiné. En prenant pour 7^e myotome la seconde protovertèbre placée au-dessus du pédicule et qui marque le bas de la rampe cervicale, on compte 40 myotomes. La silhouette a été dessinée sur le vivant (fig. xxxiii); on y voit que la tête et la queue sont relevées nettement au-dessus du vitellus, un peu plus que ne le montre, pour l'étude anatomique, la figure xxvi, faite après la fixation.

Attitude de flexion maximale. On a indiqué par un pointillé l'aspect

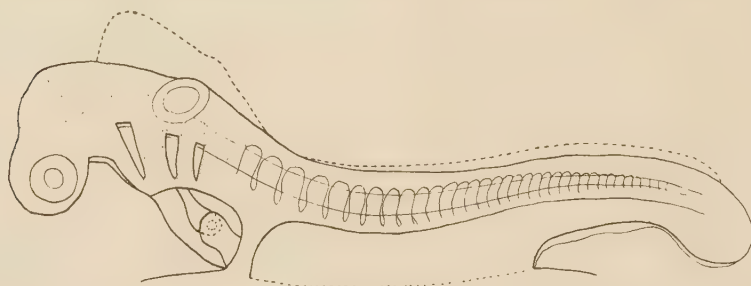


FIG. xxxiii. Embryon vivant SI (N° 3, Anatomie et mouvement stade I) $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3,4.$ Face latérale gauche, vue après ouverture de la coque. En pointillé, l'indication du mouvement droit. (Voir fig. xxvi le dessin de la même face sur l'embryon fixé.)

de l'embryon en contraction D ; on voit ainsi que le fond de la courbe est reporté sur le tronc un peu en arrière du bord antérieur du pédicule au niveau de la 7^e protovertèbre ; les contractions les plus fortes se passent au niveau des myotomes les plus larges, 6^e, 7^e, 8^e, 9^e, 10^e. Le segment postpédiculaire se déplace légèrement vers la tête fléchie. Le segment postérieur de la courbe semble se prolonger jusqu'au 18^e myotome ; cependant, sous un grossissement de 35 fois ($a^3 + \text{Oc. II}$) du binoculaire de ZEISS, on n'a pu suivre le resserrement musculaire que jusqu'au 16^e segment post-auriculaire. Au delà, le corps rectiligne, ou même concave en sens inverse, est entraîné mécaniquement.

Rythme. Les modes habituels des combinaisons motrices se succèdent régulièrement ; le cabrement caractéristique de la conjonction alterne, au moment voulu, avec les mouvements de va-et-vient.

Le cœur, dont on voit très bien l'oreillette, le ventricule et l'orifice auriculo-ventriculaire, ne montre aucun battement.

N° 4, EMBRYON H, fig. XXVII et XXXIV. Coque ouverte. Température 20° C. L.t. : L.pp. = 3,07.

30 juin 1914, 11 heures. Immédiatement après l'ablation de la glaire qui entoure l'embryon, on remarque quelques troubles du rythme, comme par exemple, des reprises de la contraction G avant la contraction D ; ils peuvent être mis sur le compte d'une excitation anormale provoquée par les manœuvres de déblayement. Le mouvement se régularise ensuite ; chaque combinaison bilatérale persiste alors plusieurs minutes et ne passe à la suivante qu'après une longue suite de mouvements transitionnels.

La courbe du segment postérieur s'étend ; elle va presque jusqu'au 1/3 postérieur du corps, c'est-à-dire jusqu'au bord postérieur de l'attache vitelline ; la course passive du segment post-pédiculaire, entraîné dans la flexion, est plus grande qu'au stade H. Le fond même de la courbure a reculé ; il n'est plus au sommet du pli de coudure céphalique, mais reporté en arrière dans le 2^e quart de l'embryon, vers les 9^e et 10^e métamères, de sorte que le diagramme de l'axe du corps, au maximum de flexion, devient celui de la figure XXXIV ; on voit, en *pl. c.*, la place de la coudure céphalique et, en *f. c.*, le maximum de la courbe ; la ligne pointillée transversale ajoutée en arrière, *v. m.*, représente la ligne jaune rougeâtre de la veine vitelline circulaire (Randsinus) dont les deux parties latérales rejoignent au niveau du bord postérieur du pédicule, les veines sous-intestinales. Il n'existe pas de torsion axiale du segment post-pédiculaire pendant le mouvement.

Le cœur bat ; mais on n'aperçoit que des ondes assez irrégulières de rythme et faibles d'ampleur, à direction antérieure, sans propulsion d'éléments figurés ; pour mieux l'examiner, on isole une petite plage quadrilatère de blastoderme contenant l'embryon en son centre, puis on la porte au fond d'une cuvette ; on tourne ensuite l'embryon sur le flanc gauche pour l'examiner par transparence. Le tube cardiaque, contourné, présente deux parties : l'atrium en arrière, le ventricule fusiforme en avant.

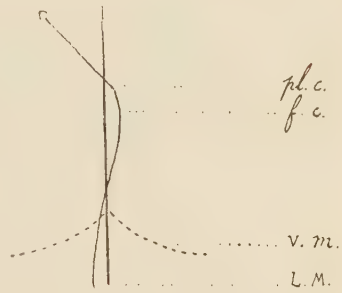


FIG. XXXIV. Embryon vivant H (N° 4, Anatomie et mouvement du stade I) L.t. L.pp. = 3,07. Diagramme de l'attitude de flexion maximale G ; *pl. c.*, pli céphalique ; *f. c.*, fond de la courbe ; *v. m.*, place de la veine marginale sur le vitellus sous-jacent ; *L. M.*, ligne médiane dans l'attitude de repos.

N° 5, EMBRYON I², fig. XXVIII à XXXI. (N° 2 stade G et N° 3 stade H). Coque fermée, puis ouverte. Température 18° C. L.t. : L.pp. = 2,93.

13 juin, 17 heures. Il est maintenant à 45 heures du début des mouvements. Le corps, dans son quart postérieur, est tordu vers la gauche. Il n'y a pas seulement torsion à gauche du segment post-pédiculaire, mais *formation d'une crosse ventrale* qui abaisse l'extrémité au contact du vitellus, l'y laisse traîner et cause des retours incomplets de la queue à la ligne médiane. Les battements sont rapides, sur un rythme de 6 temps, et chacune des combinaisons motrices comprend 4 à 5 oscillations bilatérales.

14 juin, 11 heures (72 heures après la première contraction). On sort l'animal de la coque et on le dessine vivant (fig. XXVIII, Voir *Anatomie*). On observe que la contraction se propage jusqu'au bord pédiculaire postérieur, c'est-à-dire jusqu'au 20^e métamère environ. Le début de la contraction se fait derrière les premiers myotomes sus-pédiculaires et le pli de flexion de la tête (fig. XXXIV, p. l. c.), comme chez l'embryon précédent, ne forme pas le fond de la courbe; l'initiative du mouvement, comme nous l'avons déjà remarqué au stade H, appartient à des myotomes d'autant plus postérieurs que l'âge est plus avancé.

On enlève l'embryon avec une plage de vitellus, on le renverse sur le côté et on lui *extirpe la moelle sur l'espace de 4 protovertèbres* 9^e, 10^e, 11^e et 12^e; on constate, et nous en verrons les conséquences dans la partie expérimentale, que cette ablation *n'empêche pas le mouvement de se propager des myotomes antérieurs aux myotomes postérieurs*, par delà la brèche nerveuse; mais au bout de 3 minutes, l'embryon ne bouge plus. Cet effet de la blessure sera expliqué au chapitre de l'*Irritabilité*. On le fixe aussitôt au formol à 20 p. 100. Cet embryon est parvenu à la 2^e moitié du stade I et voici seulement 3 jours, à 18°, qu'il est mobile; il nous sera fort utile pour déterminer plus loin la durée du stade.

N° 6, EMBRYON *h*, fig. XXXV. Coque ouverte. Température 18° à 19° C. $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 2,8$.

1^{er} août, 9 h. 30. L'embryon est à 60 heures environ du début des mouvements. Après ouverture dorsale de la coque et ablation des glaires qui le recouvrent, il apparaît très transparent, comme soulevé sur un remblai fusiforme, entre deux fosses plus sombres, bordées elles-mêmes d'un petit talus blanchâtre. La disposition est à peu près la même que

celle de l'embryon I², figure xxviii, dont le support pédiculaire est devenu plus dilaté et plus saillant après son isolement du vitellus.

Les sacs coelomiques extra-embryonnaires, gonflés de liquide, sont aussi développés ; mais ils dépriment le vitellus sous-jacent ; leur paroi, restée en place, est transparente, presque invisible, et l'on aperçoit, à travers la cavité coelomique remplie d'un clair exsudat, l'ombre portée dans la fosse qu'elle s'est creusée sur la boule vitelline.

Derrière le bord postérieur du pédicule, en arrière de l'approfondissement vitellin d'origine coelomique, on constate une surélévation transversale légère du blastoderme sous l'aspect d'une bande de couleur blanche, perpendiculaire au segment postérieur de l'animal qui la surplombe ; elle présente, au moment où elle passe sous le segment postérieur de l'embryon, une avancée vers le pédicule. Cette bande surélevée, appuyée de deux petits remblais jaunâtres, constitue l'ébauche postérieure du sinus veineux circulaire de la région vitelline (RUCKERT, 1906, p. 1114, fig. 785 et 792).

Le mouvement du corps est très régulier et très vif, il s'exécute sur un rythme de 4 temps et les combinaisons motrices sont réglées par un retard faible et constant de G sur D ; chacune des combinaisons se répète 5 fois environ avec les transitions habituelles ; la conjonction complète n'est jamais que passagère, et le cabrement sans déviation latérale, qui la caractérise, se produit rarement dans le tour du cycle ; il est presque toujours accompagné d'oscillation latérale. Nous observons, en conséquence,

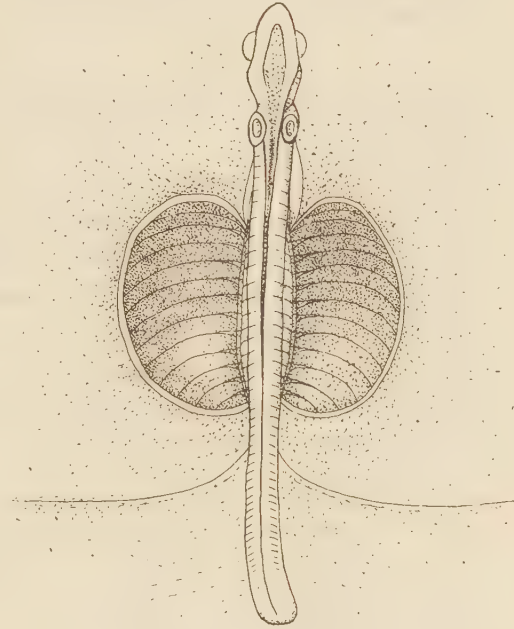


FIG. xxxv. Embryon vivant *h* (N° 6, Mouvement du stade I)*

L.t.

L.pp.

= 2,8. Aspect de la face dorsale regardée à jour, frisant, après ouverture de la coque. Les sacs coelomiques transparents et gonflés de liquide, creusent deux fosses latérales sur la boule vitelline, où la lumière presque horizontale ne pénètre pas. La veine marginale postérieure est indiquée sur le vitellus.

la suite habituelle DG, D et G, GD puis G-D. Au moment de la coïncidence des contractions, on ne constate ni hésitation, ni recul vers la combinaison antécédente.

N° 7, EMBRYON B¹, fig. XXXVI (N° 6 au stade H). Coque fermée, puis ouverte. Température 20° C. $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3,15$.

13 août, 9 heures (49^e heure du mouvement). Le mouvement bilatéral s'effectue suivant un rythme précis, en ce sens que l'orientation des changements, dans la série des combinaisons motrices, révèle encore une révolution D un peu plus longue que la révolution G ; le retard de D est même aujourd'hui plus accentué, car au lieu de compter 10 à 15 mouvements oscillants par attitude définie, on n'en constate le plus souvent que 2 ou 3 ; la transformation des combinaisons est donc rapide et les oscillations, qui se succèdent, diffèrent toutes visiblement entre elles ; néanmoins, la régularité des changements est telle que leur prévision est des plus aisées ; voici la succession enregistrée à deux reprises, *a* et *b* ; chaque tour de cycle est inscrit sur une ligne horizontale, qui doit être lue de gauche à droite :

	Boiterie	Conjonction	Boiterie inverse	Egalisation
a)	D G, 3 ;	D-G, 2 ;	G D, 3 ;	G et D, 2 ;
	D G, 3 ;	D-G, 2 ;	G D, 3 ;	G et D, 2 ;
	D G, 2 ;	D-G, 2 ;		
b)	D G, 3 ;	D-G, 2 ;	G D, 2 ;	G et D, 4 ;
	D G, 3 ;	D-G, 2 ;	G D, 3 ;	G et D, 2 ;
	D G, 3 ;			

On ne constate aucune hésitation dans le passage de la conjonction complète ; celle-ci manque parfois ; dans ce cas, on passe d'emblée d'une boiterie DG caractérisée, à une conjonction incomplète, voisine de la boiterie inverse GD, et dans laquelle D se trouve déjà en arrière de G. Les nombres donnés dans les séries inscrites sont approximatifs ; ainsi toutes les rencontres D-G sont marquées du chiffre 2 ; ces 2 combinaisons peuvent être soit une immobilisation complète, soit seulement une annihilation partielle ; le chiffre 2 indique donc seulement que, pendant le temps de deux révolutions bilatérales coïncidentes, le déplacement latéral a été extrêmement réduit ou tout à fait nul, relativement aux mouvements précédent et suivant.

Chaque révolution dure une seconde environ. Le diagramme de la figure xxxvi indique l'aspect de la contraction D; la déviation de la tête est de 40° : la contraction peut être suivie jusqu'au $1/3$ postérieur de l'animal, c'est-à-dire jusqu'au segment post-pédiculaire. La queue ne suit pas tout entière l'orientation de la moitié postérieure de la courbe, car son extrémité reste en arrière ; mais le bord postérieur du pédicule ne fait pas frein sur elle.

L'embryon montre une crosse caudale fortement inclinée vers le bas ; c'est qu'il n'a pas été fixé en place, mais sur une simple plage isolée de blastoderme vitellin ; on voit les inconvénients d'une telle fixation : le bout caudal a été porté plus bas que dans la réalité ; cependant la forme même du diagramme révèle qu'il se produit sur le vitellus un léger frottement, qui limite le transport de l'extrémité.

La déviation de la tête n'est pas inférieure à celle de la partie antérieure de la courbe suspédiculaire, comme au stade H (Embryon z, N° 4, fig. xx); la raison en est que le *lien pédiculaire est plus relâché*.

13 août, 11 heures (51^e heure de la motilité). Après ouverture de la coque et ablation de la glaire, on étale l'œuf sur le fond de la cuvette et on retourne le gâteau vitellin jusqu'à ce que l'embryon se présente latéralement ; on l'examine alors par transparence.

Le cœur ne bat pas ; cependant les manœuvres de dégagement de l'embryon n'ont duré que 3 minutes et il y a une minute seulement que l'animal, sorti de la glaire, est au contact de l'eau de mer. Peut-on soupçonner celle-ci d'avoir agi déjà sur le cœur, à travers la paroi du corps et d'être nocive aussi rapidement à son fonctionnement, alors que, sous la même influence, les contractions myotomiques continuent de se produire avec leur cadence rythmique, et sont même plus fortes et plus rapides qu'auparavant. Les battements cardiaques, s'ils avaient existé, auraient

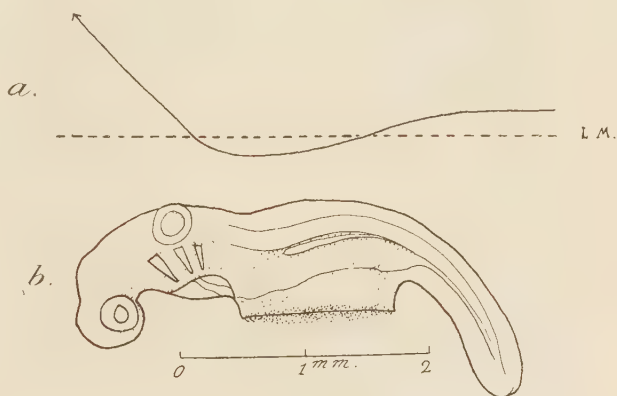


FIG. xxxvi. Embryon Bl' (N° 7, Mouvement du stade I) $\frac{J.t.}{L.pp.} = 3,15$.
a) diagramme de la courbe de flexion maximale D; L. M. ligne médiane ; b) face latérale gauche après la fixation.

subi probablement la même amplification. Nous jugeons donc que la contraction cardiaque n'a pas encore paru. L'aspect du cœur est celui d'un tube légèrement contourné, à extrémité postérieure auriculaire élargie.

Caractères anatomiques. L'embryon (fig. xxxvi), fixé 20 minutes à la solution J. de LAGUESSE, montre nettement 3 fentes. La silhouette, dessinée après fixation, permet de voir la longueur relative du segment postpédiculaire; redressé, il a 1 mm. 20; la longueur totale est de 3 mm. 78. Le rapport Lt. : L.pp. = 3,15; d'après ce chiffre, l'embryon doit être classé dans le second tiers du stade I, entre le N° 3 (fig. xxvi) et le N° 4 (fig. xxviii). Il a effectué sa croissance plus vite que les autres embryons décrits, en raison de la température très élevée (20°) à laquelle il a été soumis.

N° 8, EMBRYON z (N° 4 au stade H). Coque fermée. Température : 16-18° C.

15 juillet, 10 heures (66 heures après le début de la motilité). Les mouvements de flexion latérale se transmettent à peine à la région postérieure du corps, en raison de l'amarre serrée du pédicule; cependant, on commence à apercevoir une légère déviation de la crête dorsale du côté contracté, dans la région située au-dessus du bord postérieur du pédicule. Les mouvements céphaliques sont très vigoureux; ils s'exécutent sur un rythme de 4 et de 6 temps et comprennent toutes les combinaisons déjà citées. On ne remarque aucune irrégularité, mais la différence des rythmes opposés est d'abord assez grande pour ne donner que deux ou trois attitudes semblables par combinaison. Le déplacement latéral de la tête s'accompagne toujours d'une forte inclinaison du bord dorsal, du côté où se produit la contraction.

La variété de mouvement la plus curieuse apparaît un peu plus tard, dans les claudications rapprochées de la conjonction ou, pour mieux dire, dans les premières conjonctions incomplètes; c'est un déplacement de *circumduction céphalique*, où le mouvement latéral se combine avec le cabrement; par exemple, dans la combinaison DG, la tête s'élève d'abord, en même temps qu'elle se dévie à D, puis elle se transporte très vite à G, retombe alors sur le vitellus et revient à la ligne médiane; après la conjonction, la circumduction se fait en sens inverse. Elle se reproduit 5 à 6 fois avant que le simple mouvement latéral de claudication ne réapparaisse.

La propagation de la contraction est très visible ici parce que la déviation postérieure est réduite par une attache pédiculaire serrée; on

peut la suivre jusqu'au $\frac{1}{3}$ postérieur du corps, c'est-à-dire jusqu'au bord postérieur de l'attache vitelline.

16 juillet, 12 heures (92^e heure du mouvement). Les contractions ont présenté, durant les dernières 24 heures, une très grande régularité, sur un rythme de 4 temps. Le passage à la conjonction s'accompagne encore de mouvements de circumduction, avant et après la rencontre complète; celle-ci provoque un cabrement directement vertical.

15 heures (95^e heure du mouvement). L'embryon se tient légèrement incliné sur le côté gauche. La valeur angulaire de la courbe que fait la tête fléchie avec le reste du corps est d'environ 90°; la moitié postérieure est cependant très retenue encore par le pédicule, dans la région contractile et ne présente qu'une oscillation légère, de même sens que la tête, à chaque contraction. L'onde propagée s'aperçoit jusqu'au $\frac{1}{4}$ postérieur du corps, c'est-à-dire jusqu'au 24^e métamère environ. A ce moment l'embryon est passé au stade K.

N° 9, EMBRYON SBa¹ (N° 10 au stade G; N° 7 au stade H). Coque fermée, température moyenne 12° C.

11 décembre, 11 heures (5 jours 2 heures après le début du mouvement). Il bat d'une façon rythmique des deux côtés, à 12° C., sur 10 temps environ.

1° On provoque un refroidissement de 4 degrés (de 12° à 8°), en une demi-heure, en chambre froide. Les phénomènes consécutifs peuvent se résumer ainsi :

1° Pendant la période de transition, les battements deviennent moins fréquents, se ralentissent et se reproduisent différemment pour chaque côté. La contraction G revient plus souvent que la D, à des *intervalles inégaux*, comprenant de 15 à 40 temps, l'unité de temps étant, comme d'ordinaire, mesurée par la durée de la contraction elle-même. La bande musculaire D a une révolution plus lente; elle ne bat pas toujours une fois dans l'intervalle de deux battements G; son indépendance se révèle encore par la survenance de sa contraction à n'importe quel moment de la révolution G.

2° Le maintien de la température à 8° détermine une régulation progressive des battements de chaque rangée myotomique, qui ne parvient cependant pas à égaliser complètement les rythmes; la contraction G se renouvelle un peu plus vite que la D, et l'on compte maintenant 30 temps environ pour chaque révolution.

N° 10, EMBRYON SBa^3 . fig. XXXVII (N° 12 au stade G). Coque fermée. Température : 16° C.

16 janvier, 9 heures (5 jours, 18 heures, depuis le début des mouvements). La température moyenne, depuis le 11 janvier, a été de 15°. L'examen actuel est fait à 16°. Le rythme a lieu sur 6 temps ; chaque révolution dure deux secondes environ ; la vitesse réciproque des rythmes change souvent au moment des conjonctions, de telle sorte que la succession des combinaisons motrices se fait à ce moment suivant un ordre différent ; la suite des attitudes est renversée ; à une série DG, D et G, GD, caractéristique d'un retard de G sur D succède une série GD, G et D,

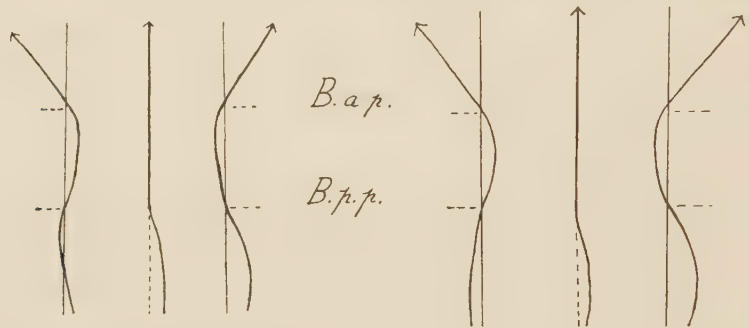


FIG. XXXVII. Embryon vivant SBa^3 (N° 10, Mouvement du stade I) 5 jours 18 heures après le début du mouvement, à 15°.

FIG. XXXVIII. Embryon vivant SBa^2 (N° 11, Mouvement du stade I) 5 jours 19 heures après l'apparition du mouvement, à 15°. Diagrammes des attitudes de repos (au centre) et de contractions (sur les côtés). Au repos la ligne axiale est tenue par la tête et la partie pédiculaire du tronc ; le segment post-pédiculaire est dévié sur la droite ; B. a. p., bord antérieur du pédicule ; B. p. p., bord postérieur du pédicule.

DG, indiquant un retard de D sur G.

Au repos, l'embryon, bien dressé sur le vitellus, ne se montre pas complètement rectiligne (fig. XXXVII) ; en effet, le segment post-pédiculaire reste passivement dévié sur la droite. Il ne donne pas non plus toute sa longueur en projection verticale ; car il commence à se recourber en crosse à son extrémité ; le crochet terminal s'aperçoit dans l'attitude de repos et dans la courbe D, mais il n'est pas apparent dans la courbe G. En contraction maximale, la tête se dévie latéralement, de 40° environ, par rapport à la position axiale de repos. La courbe n'est pas régulière (fig. XXXVII) ; il se produit un angle très net à la partie postérieure du segment céphalique et cet angle est reporté, en deçà de la ligne axiale, du côté opposé à la région contractée, avec tout le fond de la courbe. Ce fond est aplati et correspond à toute l'étendue de la région pédiculaire. La courbe vient

rejoindre la ligne axiale au niveau du $1/3$ postérieur du corps. La disposition des diagrammes de contraction et leur comparaison avec les figures XXVII et XXIX, qui représentent des embryons de même âge, montre nettement que la partie moyenne du corps, placée à l'intérieur de la courbe, donne la longueur de l'attache vitelline.

La région post-pédiculaire ne prend pas, des deux côtés, la même attitude dans la contraction. Elle est entraînée passivement dans les deux cas, mais à D son déplacement accentue une déviation qui existe déjà au repos, tandis qu'à G la déviation tend à être redressée. De ce côté, l'extrémité n'est même pas transportée jusqu'à l'axe médian; le bouton terminal, pointant dans le vitellus, est immobilisé; la crosse se dresse alors dans un plan vertical, mais la contraction est insuffisante à la rabattre à G. Pendant la flexion D, il n'y a pas qu'un transport latéral; le frottement du bout caudal sur le vitellus entraîne une rotation longitudinale du segment postérieur qui a pour résultat d'incliner son bord dorsal vers le centre de la courbe; cette rotation fait paraître davantage le crochet terminal de la crosse. Au bout d'une heure de va-et-vient en même place, l'extrémité caudale a creusé sur le vitellus une rainure, dans laquelle elle joue librement et l'on observe alors une déviation latérale égale des deux côtés.

10 heures. Par suite d'examen répétés la température est montée lentement à 20° , sans provoquer d'autre changement, dans le rythme, qu'une plus grande rapidité d'allure (4 temps au lieu de 6). A un grossissement de 20 diamètres, on perçoit l'ondulation qui se propage jusqu'au seuil du segment post-pédiculaire. Dans la flexion G, le changement d'orientation de la courbe, au niveau du bord pédiculaire postérieur (diagramme de fig. XXXVII), délimite assez nettement les territoires de contraction et d'inertie. Du côté D on observe que la dernière partie du segment pédiculaire en se contractant courbe *davantage* le segment postérieur inerte et libre que le segment pédiculaire; nous apercevons ainsi, pour la première fois, un angle de flexion à la partie postérieure du pédicule.

L'essai de mesurer les dimensions de l'embryon enfermé dans la coque, au moyen d'une règle de verre placée à l'extérieur, donne une longueur approximative de 5 mm. 5.

N^o 11, EMBRYON SBa². fig. XXXVIII. (N^o 11 au stade G). Coque fermée. Température : 16° C.

16 janvier, 10 heures (5 jours, 19 heures, après le début du mouvement, à une température moyenne de 15°).

Attitude de contraction maximale. Le diagramme de la figure XXXVIII indique une courbe de contraction plus forte que celle de l'embryon SBa^3 . Les deux diagrammes de SBa^3 et SBa^2 se ressemblent et méritent d'être comparés ; les types de déplacement qu'ils représentent se succèdent dans le développement. La longueur approximative de SBa^2 vivant est de 6 mm. ; elle est donc un peu plus longue que celle de SBa^3 (5 mm. 5). La tête se dévie d'un angle de 45° au lieu de 40°. Le segment post-pédiculaire se déplace davantage ; à D, il arrive à former, avec l'axe longitudinal prolongé, un angle de 30 à 35°, de sorte que les deux parties antérieure et postérieure du territoire contracté forment, entre elles, un angle de 80° environ. Le déplacement de la queue à G est moins prononcé ; son abduction moins grande tient à ce que l'immobilisation laisse le segment post-pédiculaire tourné à D, dans une attitude semblable à la position de repos de SBa^3 ; mais nous constatons aussi que la force d'entraînement latéral est plus grande chez SBa^2 que chez celui-ci, puisque, d'une part, la déviation à D est plus étendue et que, d'autre part, à G la queue passe la ligne axiale, en se rapprochant de la tête. Les flexions latérales du segment postérieur s'accompagnent aussi d'une torsion longitudinale due au frottement de l'extrémité sur le vitellus. Nous observons encore que le pédicule est devenu plus lâche ; car ni en avant ni en arrière, sur la courbe de flexion, on ne trouve d'angle vif, et le fond de la courbe se montre plus régulier que chez SBa^3 .

Le rythme. Les révolutions ont une durée presque constante ; c'est la contraction D qui généralement avance sur la G. On compte 6 temps pour chacune d'elles, en l'espace de 2 secondes environ. Il existe 4 à 5 oscillations bilatérales par attitude. On remarque parfois un stationnement autour de la conjonction, avec quelques inversions de vitesse dans le renouvellement des contractions, mais le changement d'attitudes, dans le cycle des combinaisons, est toujours momentané. La phase d'égalisation des battements s'inscrit volontiers en 4 temps, sans pause intermédiaire, tandis que les boiteries, par l'indication des pauses qui leur succèdent, rétablissent l'obligation de compter 6 temps.

La température s'élève à 21° et l'on voit apparaître des phases d'arythmie transitoire ; la contraction G se reproduit 2 et 3 fois, avant que ne reprenne la contraction D, et cette répétition s'effectue avant le retour complet de la tête à la ligne médiane.

III. — L'Irritabilité aux agents mécaniques

A. Technique.

B. Observations. — N° 1, Embryon SI (fig. XXVI et XXXIII) (p. 388) ; N° 2, Embryon IIx² (p. 388) ; N° 3, Embryon IIx⁰ (fig. XXXII) (p. 391) ; N° 4, Embryon IIx' (p. 392).

A. TECHNIQUE.

On pratique, aux ciseaux, une large ouverture de la coque au-dessus du pôle animal de l'œuf, en tenant horizontalement celui-ci dans la main ; on enlève avec une pince la rondelle découpée, sans la faire basculer à l'intérieur, afin d'éviter de contusionner l'embryon ; puis, autour de celui-ci, on enlève les glaires qui peuvent gêner la liberté des mouvements et le passage des instruments. On dépose doucement la coque, en nacelle contenant l'embryon, dans une petite cuvette remplie d'eau de mer. En fait d'instruments, on se sert de plusieurs porte-aiguilles montés, d'une pince à mors très étroits et de petites spatules droites ou légèrement coudées à leur extrémité.

Les stimulations ont été faites par deux procédés différents, celui d'une piqûre plus ou moins profonde et celui d'une commotion plus ou moins forte. Nous pouvons les énumérer ainsi, dans l'ordre croissant de leur force.

I. *Avec la pointe de l'aiguille* : contact, frôlement, râclage, pression, écorchure, piqûre cutanée, piqûre profonde.

II. *Avec le plat de l'aiguille* ; intercalation de l'aiguille sur le trajet du corps au moment du battement, quand il est à son début ou en son plein ; choc plus vif exercé par l'instrument allant à la rencontre de l'embryon ; ébranlement violent par détente brusque du plat de l'aiguille, courbée au préalable.

Les piqûres appuyées et pénétrantes ont été pratiquées en soutenant le côté opposé au moyen d'une large spatule ; en effet l'aiguille, si fine soit-elle, repousse l'embryon non adossé et ne perce pas.

A chaque manœuvre d'exploration, a succédé une période de repos suffisante pour que l'effet de l'excitation précédente ait cessé avant l'intervention suivante.

B. OBSERVATIONS.

L'irritabilité a été étudiée chez de nombreux embryons ; nous exposons seulement les observations recueillies chez les embryons N°s 3 (SI), 6 (IIx⁰), 7 (IIx¹) de l'étude anatomique et un 4^e embryon. (IIx²) ; les trois

derniers nommés font partie d'une même série mise en élevage en mai 1919, et sur laquelle nous avons confirmé les données précédemment acquises.

L'ordre de description est celui de l'âge, souligné par le rapport $\frac{L.t.}{L.pp.}$.

N° 1, EMBRYON SI (N° 3, *Anatomie*). $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3,4$, fig. XXVI et XXXIII.
Température 18° C.

10 juin 1914, 17 heures. On recherche, au moment des pauses, l'excitabilité de la région postérieure du corps. Tout le segment post-pédiculaire se montre inexcitable et, dans le reste du corps, la piqure même pénétrante est inefficace, sauf au niveau des territoires myotomiques fonctionnels. En avançant d'arrière en avant vers ceux-ci, on constate qu'au niveau du 18^e myotome la piqure détermine une précipitation anormale des mouvements, sans provoquer de réponse tonique; les déplacements, qui deviennent plus rapides, sont d'ampleur moindre, mais se succèdent d'une façon presque continue. Voici donc un premier point acquis : *toute la zone musculaire contractile est irritable; en dehors d'elle, l'embryon ne répond pas aux excitations.*

N° 2. EMBRYON IIx². $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3$.

I. Etats anatomique et physiologique.

II. Exploration de l'excitabilité (p. 389) : 1° à la piqure (p. 389) ; 2° au choc : A, sur la tête (p. 389) ; B, sur la région myotomique active (p. 390) ; 3° Effets d'un coup violent sur la tête, avec déchirure de la région cardio-branchiale : résultats immédiat, consécutif, éloigné; déterminisme des phénomènes (p. 390).

26 juin 1919. 9. h. 30. Température : 16° (montée de 1° pendant l'exploration).

I. *Etats anatomique et physiologique*. L'embryon est dérégulé pendant trois minutes, après sa mise à nu ; puis les cycles de combinaisons s'établissent, en raison de quatre oscillations bilatérales environ par attitude ; les révolutions sont de 6 temps, en 1 seconde, donc rapides. L'animal est très irritable à toute manœuvre d'attouchement, à tout changement d'orientation ; à leur suite il se dérègle et présente, pendant 5 à 6 minutes, un mouvement unilatéral G ; mais il reprend ses doubles battements cycliques après quelques minutes de tranquillité.

Le cœur ne bat pas encore. $L.t. : L.pp.,$ après fixation au formol à 20 p. 100, $= 4 : 1,33 = 3$. Il se place donc tout près de l'embryon H (fig. XXVII et XXXIV), c'est-à-dire au seuil du troisième tiers du stade I. Ses sacs coelomiques extra-embryonnaires sont développés à peu près

de la même façon que chez celui-ci; cependant, en arrière, la dilatation latérale sacciforme ne va pas tout à fait jusqu'au bord postérieur du pédicule et l'on aperçoit son rattachement à la paroi abdominale postérieure, sous la forme d'une ligne inclinée comme chez SI (fig. xxvi).

II. *Exploration de l'excitabilité.* 1^o *A la piqure.* Seul, le territoire myotomique, tant occipital que sus-pédiculaire, est irritable; il répond à la piqure, pénétrant les myotomes, par une suite tumultueuse de contractions rapides de toute la bande musculaire piquée; les renouvellements commencent avant le retour complet de la tête à la ligne médiane; il n'y a donc aucune pause entre les déplacements; ceux-ci de *moindre étendue* qu'à l'état normal, sont *deux à trois fois plus nombreux*. Au point piqué survient ou non, en même temps, une contracture localisée, qui cède au bout d'une minute environ, alors que la précipitation des battements, dans le reste de la bande, commence à se calmer. *La bande musculaire voisine n'est pas entraînée dans le renouvellement précipité des contractions*; elle conserve son rythme ordinaire; parfois cependant elle paraît accélérer ses battements très légèrement.

On remarque qu'aucune onde à rebours, c'est-à-dire courant d'arrière en avant, ne se produit au moment d'une piqure postérieure et que l'accélération des battements n'en commence pas moins à la partie antérieure; car la propagation s'effectue toujours d'avant en arrière, à partir du point de départ habituel de la contraction au 10^e myotome.

Les attouchements, grattages, pressions légères ou même appuyées, à la surface des territoires contractiles, ne sont pas suivis d'une réponse aussi nette que la piqure; ces manœuvres déterminent souvent un accroissement léger de l'activité musculaire et parfois une inversion prolongée dans la vitesse relative des deux rythmes.

2^o *Au choc.* A) *Sur la tête.* On pratique trois interventions successives et de plus en plus violentes, avec le plat de l'aiguille. Voici l'état physiologique au moment de l'intervention: le rythme est de 6 temps; G retarde sur D assez vivement puisqu'il n'y a que deux oscillations doubles environ pour chaque attitude du cycle; celui-ci se déroule en GD, G-D, DG, D et G.

a) Après le premier DG, au sortir de la conjonction, on intercale l'aiguille sur la ligne médiane, et le sommet de la tête vient la frapper en se déplaçant à G. On ne constate aucune réaction: la propagation G s'effectue en arrière malgré l'arrêt et le choc de la tête, et l'oscillation suivante D et G se produit à son tour sans changement.

b) En cognant la tête avec l'aiguille, portée à sa rencontre au cours d'un mouvement semblable, on n'obtient encore aucune modification du rythme.

c) La tête reçoit le choc violent du plat de l'aiguille, courbée comme un ressort et subitement détendue, sans qu'à la suite de cet ébranlement, le moindre dérèglement, la moindre hésitation se manifestent dans l'exécution des contractions suivantes.

B) *Sur la région myotomique active.* La détente de l'aiguille, courbée, reçue par le bord postérieur du pédicule, provoque un *affolement général des deux bandes musculaires* ; cependant la bande G, *directement fouettée, a des mouvements plus fréquents que la D*, atteinte probablement d'une manière indirecte à travers la corde et l'abdomen. On ne constate pas de contracture au point contusionné. Au bout d'une minute environ, la durée des révolutions revient peu à peu à la normale ; les combinaisons cycliques reprennent ; les mouvements restant un certain temps plus vigoureux et plus vite renouvelés qu'auparavant.

3° *Effets d'un coup violent sur la tête avec déchirure de la région cardio-branchiale.* L'aiguille, très fortement courbée au préalable, vient frapper la tête du côté G et *provoque une déchirure large* de la 2^e poche branchiale et de la partie antérieure du cœur. On peut classer en deux périodes les phénomènes qui se produisent :

1° *Résultat immédiat.* Contracture des myotomes placés au niveau du bord antérieur du pédicule, accompagnée de trémulations légères du tronc. Ces phénomènes durent une minute environ.

A leur suite on constate une reprise progressive des doubles battements qui, en une minute, reviennent à leur ampleur première.

2° *Résultat éloigné.* Décroissance progressive de l'activité et cessation des mouvements, en l'espace de 30 secondes environ.

Ce n'est qu'une heure et demie après la disparition des battements qu'on les voit réapparaître ; d'abord, les seuls mouvements G reprennent, puis, au bout de 10 minutes, la contraction D survient et les combinaisons motrices se succèdent suivant un cycle déterminé. Chaque contraction, dès sa reprise, présente en effet une révolution d'une seconde environ, et cette durée est conservée malgré l'intensité graduellement croissante du mouvement.

Le déterminisme des phénomènes peut être ainsi établi :

1° La violence du coup sur la tête, en rejetant celle-ci latéralement, détermine un *tiraillement forcé* des premiers myotomes pédiculaires, les

plus actifs, qui se contracturent; à cette époque, ce sont eux qui commencent la contraction; le reste des myotomes, en partie touché par l'ébranlement, répond par des trémulations légères et rapides.

2° La fin de la contracture antérieure est le signal de la reprise des mouvements de balancement. On voit que, loin de provoquer une inhibition, le coup a déclenché au contraire la réponse la plus active.

3° L'immobilisation est indirecte et tardive; l'ébranlement, si violent qu'il soit, n'en peut être la cause, comme le prouve, avec évidence, l'intercalation d'une reprise d'activité avant elle et après lui. C'est la blessure même qui la détermine; c'est l'irruption de l'eau de mer à l'intérieur du corps lésé, le changement de composition du liquide intérieur qu'il faut incriminer. Les tissus voisins de la blessure sont les seuls à se mortifier et à devenir opaques, mais tout l'embryon subit les effets de la communication des milieux organique et extérieur. D'autre part, une adaptation aux circonstances se fait avec le temps et le mouvement reprend après une heure et demie d'immobilité. Il semble se rétablir trop vite pour que l'on puisse admettre une cicatrisation complète de la plaie.

Toute intervention opératoire est suivie d'une période semblable d'immobilisation tardive avant le retour définitif du mouvement. L'embryon N° 4, IIx¹, nous montrera un arrêt de même provenance, intéressant en ce qu'il se localise à la bande musculaire blessée. Nous avons exposé déjà, à l'analyse du mouvement, que le N° 5 (I²) cessa de bouger 3 minutes après l'ablation médullaire des 9^e, 10^e, 11^e et 12^e métamères post-auriculaires.

15 heures. Fixation au formol à 20 p. 100; depuis la 12^e heure, abandonné à lui-même, l'embryon n'a pas cessé ses mouvements, mais ceux-ci n'ont pas repris toute l'étendue qu'ils présentaient avant la blessure. L'opacité des tissus, voisine de celle-ci a envahi progressivement presque toute la tête, au moment de la fixation.

N° 3, EMBRYON IIx⁰. Fig. XXXII (N° 6 Anatomie). $\frac{L.t.}{L.p.p.} = 2,83$.

25 juin 1919, 18 heures. Température : 17°. Les antécédents d'élevage ont été normaux, à une température oscillant lentement entre 14 et 20°.

Excitabilité au choc. Au moment où la tête est entraînée rapidement au delà de la ligne médiane par le second déplacement d'une boîtierie, on intercale sur son trajet le plat d'une aiguille; l'ébranlement de la tête

et de tout l'animal, par l'arrêt subit et imprévu du battement céphalique, n'a aucune conséquence arythmique; la propagation de l'onde se poursuit, la révolution suivante arrive à son temps et le renouvellement de la contraction opposée ne subit aucune atteinte, de sorte que le cycle des combinaisons motrices se poursuit comme si rien ne s'était passé.

Signalons une cause d'erreur possible. Si l'on choisit, pour faire l'expérience, la boiterie qui précède la conjonction, on doit se rappeler qu'un rapetissement normal de l'amplitude des déplacements va survenir du fait de la rencontre prochaine des contractions et ne pas mettre cette diminution d'ampleur sur le compte de l'ébranlement reçu; il est préférable de choisir, pour opérer le choc, la boiterie qui succède à la conjonction et qui va vers une égalisation plus parfaite du balancement (Voir tableaux des figures XIV, XV, XXII).

$$\text{N}^{\circ} 4, \text{EMBRYON IIx}^1 (\text{N}^{\circ} 7 \text{ Anatomie}). \frac{\text{L.t.}}{\text{L.p.p.}} = 2,65.$$

. Etat du mouvement avant l'intervention.

II. Irritabilité au choc de la tête (p. 392).

III. Irritabilité au plissement de la région pédiculaire postérieure (p. 393).

IV. Irritabilité à la piqure: légère, d'un seul côté; plus profonde, dans la région moyenne sus-pédiculaire, et dans la région postérieure (p. 393).

V. Effet tardif des blessures (p. 394).

26 juin, 11 h. 30. Température: 16° C.

I. *Etat du mouvement avant l'intervention.* Le fond de la première courbe ne se trouve pas immédiatement derrière le cœur, au niveau du pli pédiculaire antérieur, mais plus en arrière, comme chez I² (N° 5) ou SBa¹ (N° 11, fig. XXXVIII); c'est de là que part maintenant le mouvement, de sorte que la différence entre les moments des déplacements maximum de la tête et de la queue tend à s'effacer. *L'embryon manifeste une plus grande excitabilité qu'au début du stade I.* Même en période tranquille, 15 minutes après l'ouverture de la coque, le cycle des combinaisons est fréquemment inversé; cependant la durée des deux révolutions latérales est presque égale, puisque la répétition de chaque attitude s'opère de 5 à 15 fois. Le nombre des oscillations qui composent les attitudes successives du cycle est assez instable.

II. *Irritabilité au choc de la tête.* 11 h. 50. Que l'on procède par la seule intercalation de l'aiguille sur le trajet du mouvement, ou qu'on la porte vivement à sa rencontre, on ne détermine aucun changement appréciable dans la suite des combinaisons; la durée relative des deux rythmes n'est pas changée.

14 heures. Température : 15°,5 C. On constate le même état physiologique avant l'exploration et la même absence de réaction au choc de la tête ; une seule fois se produit une inversion ; mais, comme elle existe aussi sans motif expérimental, je la considère comme une coïncidence fortuite.

III. *Irritabilité au plissement de la région pédiculaire postérieure.* Avec une spatule, on coude le segment post-pédiculaire, vers la G, à angle droit sur le pédicule, en l'élevant au-dessus de celui-ci. La réponse est positive ; il survient un dérèglement des rythmes et particulièrement du D, qui se précipite.

Une flexion plus directement latérale, opérée au bout de quelques minutes de répit, détermine encore un accroissement de fréquence, accompagné d'une diminution d'ampleur des mouvements, sans que cette fois la répétition soit plus rapide à D.

On remarque que la flexion n'a d'effet que si elle intéresse les myotomes du bord pédiculaire et si elle détermine leur tiraillement excessif ; elle ne donne aucun résultat si elle porte en arrière du pédicule, c'est-à-dire sur des myotomes inertes ; elle exerce plus d'action si le segment est tiré vers le haut, en même temps que courbé latéralement. On peut déduire de ces faits que seuls les myotomes déjà fonctionnels sont irritables à la traction et que leurs réactions, communiquées à toute la bande myotomique dont ils font partie, sont d'autant plus vives qu'ils sont plus tirillés.

IV. *Irritabilité à la piqûre.* 14 h. 30. La piqûre profonde de la queue et du tronc dans le segment post-pédiculaire et la piqûre profonde de la tête ne donnent aucune réponse positive ; le râclage, par la pointe de l'aiguille, de la peau qui couvre le territoire musculaire actif n'apporte que le très léger surcroît d'activité générale obtenu par tout attouchement de cette zone ; la pression d'une aiguille peu piquante, assez forte pour déprimer visiblement un myotome contractile, pendant 30 secondes, n'est suivie d'aucune accélération du rythme dans le muscle correspondant.

Avec une aiguille très fine on arrive à traverser la peau jusqu'au muscle. Mais l'absence de réponse aux pressions, attouchements, raclages, opérés précédemment, justifie l'emploi d'une spatule large pour soutenir le côté opposé à la piqûre et faciliter la pénétration mesurée de l'aiguille ; car elle ne peut causer de troubles. Voici les résultats d'interventions isolées et successives, faites à D par ce procédé :

a) Une légère piqure d'un myotome D du bord pédiculaire postérieur provoque une *répétition plus fréquente de la contraction D* qui se renouvelle deux fois pendant la révolution G, dont la durée ne change pas. On n'observe, au moment de la piqure et pendant la phase d'accélération des mouvements, aucune vague de contraction qui remonte à rebours, du point piqué vers le « myotome initiateur » situé dans la région pédiculaire antérieure.

b) La piqure de la région myotomique sus-pédiculaire D, engendre un rythme très vif de toute la bande piquée, mais entraîne aussi un renouvellement plus rapide de la contraction du côté G, dont le muscle a été irrité peut-être par les battements tumultueux de la bande D.

c) Une piqure plus profonde, dans la région pédiculaire antérieure, provoque, au point lésé, une contracture qui courbe la tête à D et, pendant une minute, la tient couchée de telle sorte qu'on n'aperçoit que la face latérale G de l'extrémité antérieure, recourbée en crochet. Pendant ce temps, *aucune ondulation D ne se produit ; tandis qu'à G, le battement habituel continue, réduit par la déformation, mais survenant en temps normal, sans modification du rythme*. La contracture cesse peu à peu à D ; quand le crochet céphalique s'est détendu de moitié environ, les mouvements cloniques reprennent de ce côté, régulièrement espacés, avec leur allure ordinaire, d'abord faibles, puis de plus en plus puissants.

d) Après trois minutes d'attente, on repique profondément la région moyenne sus-pédiculaire D et on détermine de même une *contracture localisée à D, sans que le rythme G soit atteint* ; les mouvements rythmés D ne reprennent encore qu'au moment où la courbe tonique a déjà commencé à céder. Donc, la contracture provoquée dans les régions pédiculaires antérieure et moyenne *interrompt le rythme du battement clonique*.

e) Il n'en est pas de même en cas de contracture des myotomes pédiculaires postérieurs, déterminée par une piqure profonde ; car, pendant sa durée, les myotomes antérieurs de la même bande se contractent rythmiquement et à une allure beaucoup plus vive qu'avant l'excitation.

V. *Effet tardif des blessures ; examen prolongé de l'embryon.*

14 h. 50. L'embryon, laissé au repos pendant quelques minutes, après les piqures profondes effectuées précédemment, cesse ses mouvements D et, pendant 20 minutes, ne montre plus qu'un battement rythmé unilatéral G. Il est probable que les blessures reçues sont la cause de cet arrêt ; mais il est curieux de constater qu'il reste limité à la bande lésée. En raison

des simples piqûres effectuées qui n'établissent avec l'extérieur que d'étroites communications, l'immobilisation s'est fait attendre plus longtemps que pour une large blessure (IIx²).

15 h. 15. Température 18°. Les mouvements sont bilatéraux. La commotion de la tête par la détente de l'aiguille courbée ne provoque aucune stupeur, aucune inhibition, mais, au contraire, une légère augmentation de rapidité dans le rythme.

15 h. 30. Le cœur présente, comme au début de l'observation, toutes les 6 secondes environ, une onde vermiforme; mais la partie antérieure du ventricule ne bat pas. Les mouvements du corps sont réguliers et s'exécutent sur un mode semblable à celui de ce matin (11 h. 30); on constate, de même, une certaine instabilité dans le nombre des oscillations qui composent chaque attitude et des inversions assez fréquentes. Les manœuvres d'exploration ne semblent pas avoir laissé de trace lointaine.

§ II VUE D'ENSEMBLE

I. — Anatomie

A. Aspect général de l'embryon (p. 395) : 1° La tête; 2° Ensellure dorsale; 3° Crosse caudale; 4° Piedestal céolomique; 5° Ampoule cloacale.

B. Caractères spéciaux (p. 397). — I. Le point de repère principal. — II. Le point de repère secondaire. — III. Les points de repère accessoires : 1° L'aspect en cuvette de la plaque auditive; 2° La situation respective des cerveaux antérieur et moyen; 3° Le développement plus ou moins grand des cavités céolomiques; 4° L'évasement du quatrième ventricule; 5° La saillie de l'arc mandibulaire; 6° Le nombre des protovertèbres; 7° L'accroissement de la région cardiaque; 8° Le pronéphros; 9° L'état du cœur.

A. ASPECT GÉNÉRAL DE L'EMBRYON.

1° *La tête* est plus longue qu'au stade H; en dehors de sa croissance propre, elle s'allonge en arrière par la dilatation de la cavité péricardique, dont la paroi postérieure est refoulée de plus en plus sous la rampe occipitale; le 7^e myotome qui termine celle-ci se trouve occuper la 2^e, puis la première place, derrière le cœur et le bord antérieur du pédicule. La limite tracée par BRAUS (1899) entre la tête et le tronc, passant entre le 7^e et le 8^e myotome, correspond, comme au stade H, à l'angle des régions ascendante antérieure et horizontale du dos. Au début du stade K (fig. xxxix), la limite entre la tête et le tronc se trouve juste au-dessus du bord pédiculaire antérieur. A l'extrémité céphalique, le prosencéphale se fléchit de plus en plus et à la fin du stade le mésencéphale devient la partie la plus saillante.

2° *Ensellure dorsale*. La première région du tronc, au-dessus du pédi-

cule, présente au repos une ensellure plus profonde qu'au stade H ; mais elle se réduit ensuite (fig. XXIV-XXX) par un abaissement graduel de la tête. Au début du stade K, on constate encore souvent la persistance d'une ensellure légère (fig. XXXIX) ; au delà elle disparaît. La région placée au-dessus du bord postérieur du pédicule se hausse, d'autre

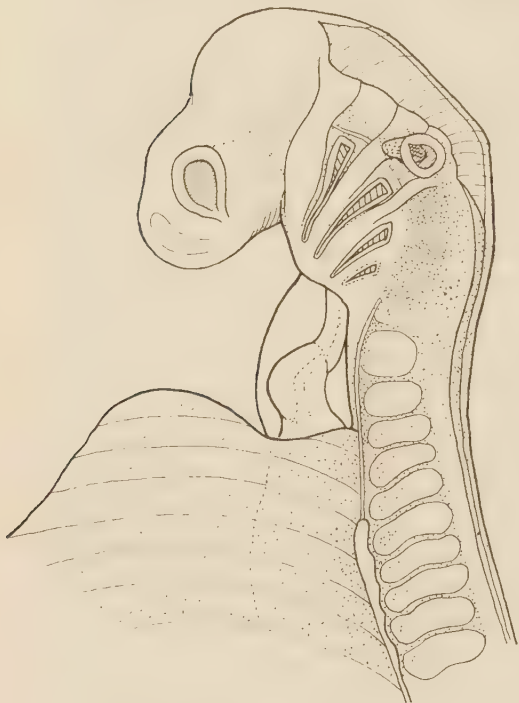


FIG. XXXIX. Embryon fixé Ix° (1^{re} étape du stade K,

Anatomie). $\frac{L.t.}{L.pp.} = 2,48$. Face latérale gauche vue

de haut, sur fond sombre, en lumière réfléchie : 4 poches branchiales ; oreille cupuliforme ; ébauche de la fossette nasale ; 7 segments occipitaux au-dessus de la région cardio-branchiale ; partie antérieure du pronéphros au 3^e segment du tronc.

part, au stade I en une légère saillie (fig. xxx) qui forme le début de la crosse caudale.

3° *Crosse caudale*. Le segment post-pédiculaire, convexe du côté dorsal, laisse retomber l'extrémité caudale inerte qui s'allonge rapidement ; elle traîne sur le vitellus à la fin du stade.

4° *Le pedestal coelomique*. L'embryon est soulevé au-dessus du gâteau vitellin par une dilatation spéciale de la région abdominale pédiculaire. Celle-ci comprend 3 parties : une médiane, la cavité intestinale et deux latérales, les cavités coelomiques ; ces trois cavités, pleines de liquide, forment un coussin trilobé (fig. xxviii et xxxv), au-dessus duquel l'animal exécute ses mouvements ; le pédicule, ainsi disposé, constitue en même temps une amarre solide qui ramène l'embryon, après chaque déplacement, à son point de départ. Les

somatopleures et les splanchnopleures sont les feuilletts qui rattachent la région moyenne du corps au vitellus et assurent sa fixité. Le plancher de la cavité intestinale est toujours constitué par l'endoderme vitellin, mais son territoire diminue à mesure que le pédicule se raccourcit dans le sens cranio-caudal.

5° *L'ampoule cloacale*, dite anale, née du bourgeon terminal au stade H (Pl. et fig. XIX bis), s'en dégage au stade I et s'avance par suite de

l'adjonction continue de nouveaux segments à l'extrémité postérieure du corps. Les figures xxv à xxx démontrent l'éloignement progressif de la papille cloacale et l'augmentation de profondeur de la poche endodermique, qui reste toujours au contact de l'ectoderme. *Avant le stade I, la queue n'existait pas* et l'on ne pouvait parler d'intestin caudal ; tout l'intestin placé devant le bourgeon terminal appartenait au tronc. La queue, née plus tard, au début du stade I, s'allonge peu à peu derrière le cloaque et retombe légèrement vers le vitellus.

B. CARACTÈRES SPÉCIAUX.

Nous classerons ici les caractères morphologiques externes, d'après l'importance que nous leur attribuons dans la sériation.

I. *Le point de repère principal.* Le stade est caractérisé par la présence de trois fentes branchiales (BALFOUR).

II. *Le point de repère secondaire.* Il sert à évaluer le degré de croissance pendant le stade. Nous avons précisé l'âge par le chiffre du rapport Lt. : L.pp. qui exprime la longueur totale, divisée par la longueur du segment post-pédiculaire ; sa valeur décroît sans cesse depuis le nombre 4, qui appartient au stade H, jusqu'au chiffre 2,5 obtenu à la fin du stade. Ainsi, chez l'embryon E (N° 1, fig. xxiv), le rapport vaut 3,88 ; chez l'embryon IIx¹ (N° 7 *Anatomie*) il vaut 2,65. Entre ces deux extrêmes, l'embryon D (N° 2, fig. xxv) commence le deuxième tiers du stade avec un rapport Lt. : L.pp. = 3,5 ; les embryons H (N° 4, fig. xxvii) et Bl¹ (N° 7 *Mouvement*, fig. xxxvi) sont à l'entrée du 3^e tiers du stade avec un rapport de 3,07 et de 3,15.

La longueur de la queue, dont la naissance se produit au seuil du stade, et qui augmente progressivement, pourrait être prise aussi comme mesure du développement ; mais d'une part, elle est incluse dans la longueur du segment post-pédiculaire, L.p.p., et, d'autre part, celui-ci présente encore une cause d'accroissement à sa partie antérieure, qui est le rétrécissement du pédicule.

III. *Les points de repère accessoires.* Les autres caractères, visibles extérieurement, aident à fixer la phase de la croissance.

1° *L'aspect en cuvette de la plaque auditive* ; elle devient une cupule, à la fin du stade, par élévation et rapprochement de ses bords.

2° La situation respective, à l'avant de la tête, des *saillies du cerveau antérieur et du cerveau moyen* ; celui-ci, placé en arrière du premier au stade H et au début de I, devient proéminent à la fin du stade I.

3° *Le développement plus ou moins grand des sacs cœlomiques extra-embryonnaires* suivant le mode indiqué par la succession des figures XXVI, XXVII et XXIX.

4° *L'évasement de plus en plus prononcé du 4^e ventricule*, dont les coins latéraux antérieurs font leur apparition à la fin du stade H. Ses parois latérales développent deux nouveaux renflements neuromériques, classés d'avant en arrière comme 1^{er} et 5^e neuromères (fig. XXX et XXXI). Le premier, *cérébelleux*, comprend tout le bord antéro-latéral du 4^e ventricule ; il montre à ce stade une subdivision postérieure, *trochléaire* ; le 5^e est *l'acoustique* qui s'interpose tardivement entre les renflements des VII^e et IX^e paires.

À l'intérieur du rhombencéphale, les neuromères se présentent non comme des cavités ampullaires, mais comme des *saillies* ; leur étude complète a été faite chez le N° 5 (fig. XXXI).

5° *Le premier arc, ou arc mandibulaire* prend l'aspect d'un contréfort volumineux ; il est déjeté en dehors par sa partie supérieure, large et arrondie ; celle-ci contient l'ampoule dorsale de la cavité mandibulaire et présente par transparence, à sa région postérieure, la trace sombre d'un *placode épibranchial appartenant au trijumeau* (fig. XXIX, XXX et XXXI).

6° *Le nombre de protovertèbres*, compté chez les cinq embryons décrits en prenant comme 7^e la dernière de la rampe cervicale, va de 37 à 48. En effet, en admettant que l'embryon F, qui a 32 protovertèbres au stade H, ait passé le milieu de celui-ci, on peut admettre la formation de 37 somites au seuil du stade I ; d'autre part, au début du stade K (fig. XXXIX), un embryon dont le rapport L.t. : L.p.p. vaut 2,48, présente 50 protovertèbres ; on doit donc estimer à 48 environ le nombre de celles qui sont présentes à la fin du stade I.

7° L'augmentation de volume de la cavité péricardique est pour beaucoup dans le refoulement en arrière du pédicule ; les myotomes métotiques postérieurs semblent augmenter la longueur de la tête et s'avancer dans le cou, alors que c'est surtout le fond du péricarde qui recule, avec l'attache vitelline. Au seuil de l'étape K, le 7^e myotome, devenu premier sus-pédiculaire aux deux tiers du stade I (N° 4, embryon H), passe devant le pédicule et devient sus-cardiaque ; la limite postérieure du cœur, marquée par le bord antérieur de l'attache vitelline, correspond alors exactement à la frontière entre la tête et le tronc.

8° *Le pronéphros* est bien apparent ; il ne se présente plus seulement sous la forme d'une traînée opaque qui ne peut être aperçue qu'en trans-

parence, comme au stade H, mais sous l'aspect d'une massue allongée, *saillante à l'extérieur*, placée au-dessus de la cavité coelomique, sous le bord inférieur de la chorde dorsale. *Il conserve ses rapports primitifs* avec la base des plaques vertébrales 10, 11, 12; par exception, il commence au 9^e somite post-auriculaire chez le N^o 5 (fig. xxx), du côté gauche. Mais le *canal pronéphrétique* s'allonge au fur et à mesure du développement; il va jusqu'aux 14^e et 15^e somites chez les N^o 1, 2, 3 (fig. xxiv, xxvi), jusqu'au 17^e chez le N^o 4 (fig. xxvii); il s'étend jusqu'au 20^e segment chez le N^o 5 (fig. xxix et xxx). La saillie se montre en général le plus large en avant, où elle correspond à la fois aux tubules et au conduit, et s'effile en arrière, où elle représente seulement celui-ci.

Le premier sègment du pronéphros, 10^e segment post-auriculaire, 3^e du tronc, est, en raison de sa fixité et de sa reconnaissance facile, un jalon très précieux pour l'estimation des changements topographiques qui se passent au-devant de lui.

On n'aperçoit pas encore l'ébauche des membres, ni le pli longitudinal du tronc dans lequel, d'après la conception de BALFOUR, ils se développent par l'effet d'une spécialisation localisée.

9^o *L'état du cœur* est donné dans un chapitre spécial à la fin du stade I.

II. — Physiologie

A. PHÉNOMÈNES GÉNÉRAUX DE L'ACTIVITÉ MUSCULAIRE.

Tous les caractères fondamentaux, reconnus jusqu'ici au mouvement, persistent au stade I; nous n'indiquerons donc que les phénomènes qui peuvent nous apporter un supplément d'information. Le nombre des myotomes fonctionnels a augmenté et, pour ceux qui fonctionnaient déjà, l'intensité des contractions s'est accrue; à mesure que l'embryon se développe, les mouvements deviennent plus amples, l'irritabilité plus vive (N^o 4, p. 392), et les réactions aux stimulants plus faciles à apprécier.

1^o LE RYTHME

- 1^o Influence de la température (p. 400). — I. Régularité de chaque rythme latéral dans un milieu constant (p. 400)
— II. Durée variable des révolutions aux mêmes températures, au même stade, chez des embryons différents (p. 400). — III. Effets du refroidissement à 8° C. (p. 400). — IV. Effets de l'augmentation de la chaleur à 20°-21° (p. 401).
- 2^o Influence des excitations mécaniques (p. 401).
- 3^o Influence des excitations chimiques (p. 401).
- 4^o Influence de la croissance sur la durée du mouvement (p. 402).
- 5^o Indépendance du rythme vis-à-vis d'obstacles qui limitent le mouvement (p. 402).
- 6^o Modifications passagères des rythmes particuliers, en phase de conjonction (p. 403).

1° *Influence de la température.*

I. *Régularité de chaque rythme latéral en milieu constant.* La constance du milieu a toujours pour conséquence une régularité invariable de la durée des révolutions et une reproduction régulière du nombre des attitudes qui font partie des cycles de combinaisons motrices. Dans les élevages obtenus, le seul facteur dont les variations bien que très légères aient un grand retentissement est la température. L'activité du muscle croît avec la température ; mais le degré de chaleur importe peu pour la régularité du rythme entre 8° et 20°, car s'il est constant, il permet la régulation parfaite des mouvements. Même au point « critique » de 20°, chez le N° 7, nous observons une régularité étonnante dans le nombre des attitudes qui composent les cycles successifs ; ainsi, tandis qu'une première fois, 10 mouvements bilatéraux sont comptés pour un tour, à un autre moment, nous trouvons 11 oscillations dans un premier cycle, puis 10 dans le suivant.

II. *Durée variable des révolutions aux mêmes températures et au même stade, chez des embryons différents.* — C'est une remarque que nous avons déjà faite ; les observations actuelles viennent la confirmer ; le rythme est de 4 temps chez le N° 8, à 18°, et, à la même température, il est de 6 temps, chez le N° 5 ; bien plus, il est encore de 6 temps, à 20°, chez les N°s 1 et 2, tandis qu'il a la même rapidité, à 16°, chez le N° 10. Nous ne donnons pas ces résultats comme devant infirmer la règle posée par LOEB et EWALD (1913) à propos du fonctionnement du cœur chez *Fundulus heteroclitus* depuis le début de son mouvement jusqu'à l'éclosion, à savoir que la fréquence des battements cardiaques à la même température, entre 5 et 30°, chez divers embryons, est presque identique ; cette règle ne vaut évidemment que dans la limite où les températures essayées n'altèrent pas le tissu musculaire ; or, *Fundulus* est eurytherme, tandis que *Scylliorhinus canicula* est sténotherme. La zone des températures normales pour ce dernier est donc plus étroite ; d'autre part, pour vérifier cette règle dans cette espèce, il faudrait n'employer que des embryons développés dans des conditions absolument semblables et normales ; ce n'est pas le cas des nôtres qui ont été observés ici dans un autre but et dont le passé est différent. Ce passé détermine probablement la variabilité des réactions de chacun d'eux aux mêmes températures.

III. *Effet du refroidissement à 8°. a) Période de transition.* Le N° 9

refroidi de 12° à 8° en 30 minutes, montre, en même temps qu'un ralentissement, un trouble réel du rythme ; comme dans les montées de température, on constate une *diversité d'effet sur les deux bandes musculaires* ; les deux contractions se renouvellent chacune à des intervalles inégaux, mais la G se reproduit plus souvent et parfois deux fois pendant une révolution D.

b) *Période du maintien de la température à 8°*. Chez le même embryon, après une demi-heure, les révolutions sont presque égales des deux côtés et durent 30 temps environ, alors qu'à 12° elles ne dureraient que 10 temps ; en raison du ralentissement des contractions elles-mêmes, et du mouvement d'abduction, dont la durée est prise comme unité de temps, les temps à 8° sont plus longs qu'à 12°, de sorte que la longueur réelle des révolutions est plus grande qu'il n'est indiqué par la simple comparaison des chiffres inscrits. On peut estimer qu'au delà de 8°, le rythme, extrêmement ralenti, perd aussi sa régularité.

IV. *Effets de l'augmentation de chaleur à 20° et 21°*. Les résultats sont les mêmes qu'aux stades précédents. Vers 21°, des perturbations plus ou moins grandes du rythme se produisent (N^{os} 1, 2 et 11). Mais nous remarquons aussi une *accoutumance des embryons* à 20°, période critique ; nous la voyons surtout chez B¹ (N^o 7) où la constance de la température amène une régularité remarquable des deux rythmes. Nous l'observons aussi chez les N^{os} 1 et 2.

2° *Influence des excitations mécaniques sur le rythme.*

L'action de débarrasser le N^o 4 des glaires qui l'entourent, les attouchements légers du corps provoquent des perturbations, qui peuvent être mises sur le compte d'une excitation des myotomes touchés ; le même mouvement, par exemple, se répète avant l'exécution du mouvement inverse. Cette influence du frottement contraste avec la tolérance que manifeste l'embryon devant les obstacles qui ne font que s'opposer à ses déplacements (Voir § 5). L'exploration générale de l'embryon par les agents mécaniques est résumée plus loin (Voir : IRRITABILITÉ, p. 404).

3° *Influence des excitations chimiques.*

Nous avons signalé, en passant, que la *fixation du N^o 1* avait déterminé des mouvements subintrants, tellement précipités qu'ils se répétaient avant la fin du retour passif et constituaient une trémulation continue. Nous pouvons ajouter que chez le N^o 7 *un essai de diluer l'eau de mer avec*

1/3 d'eau douce a déterminé une irritation très grande, qui s'est manifestée de même par un va-et-vient rapide et continu des deux mouvements latéraux, sans pause intermédiaire.

4° *Influence de la croissance sur la durée du mouvement.*

Nous avons pris comme unité de temps la durée de l'abduction céphalique ; or, celle-ci augmente d'amplitude avec l'âge et, la propagation aidant, l'intervalle entre le départ de la tête sur la ligne de repos et le moment de la figuration maximale devient plus grand ; le battement céphalique s'amplifie, autant par le recul du fond de la courbe, comme nous le montrerons plus loin, que par la plus grande vigueur des myotomes antérieurs. Cependant, jusqu'au stade I, l'accroissement de l'ampleur n'est pas une cause bien sensible de modification dans la durée des temps ; mais à ce moment, et surtout à la fin du stade, on s'aperçoit en « période d'égalisation » que le va-et-vient du corps absorbe le temps de la pause intermédiaire ; la prolongation du retour passif de l'embryon diminue ou même efface le repos à la ligne médiane. On ne note plus, au lieu d'une pause, qu'un ralentissement du retour passif près de l'axe médian et la contraction de la bande opposée entraîne aussitôt le corps en sens inverse. Nous assistons ainsi à une *véritable transformation du rythme primitif de 6 temps* (aller, retour, pause, constituant les 3 temps de chaque mouvement latéral) *en un rythme de 4 temps*.

Cet accroissement de durée du 1^{er} temps, par suite d'une flexion plus étendue, *ne change pas la durée de la contraction elle-même ni de la révolution musculaire* ; c'est seulement la valeur de la courbe maximale et de notre unité de temps qui varie. On compte plus de temps à une même température, au stade G qu'au stade I ; par exemple, SBa³ (N° 10, stade I ; N° 12, stade G) qui bat sur 10 temps, à 15° C., au stade G, ne présente le même nombre de temps, au stade I, qu'à 12° C.

5° *Indépendance du rythme vis-à-vis d'obstacles qui limitent le mouvement.*

Cette indépendance est ici confirmée : a) par la limitation constamment égale du déplacement dans la région pédiculaire, aujourd'hui toute entière contractile, et b) par la limitation du déplacement caudal (N°s 10 et 11) frottant sur le vitellus, sans qu'il survienne aucune réaction, aucune modification du rythme.

6° *Modifications passagères des rythmes particuliers, en phase de conjonction.*

Il s'agit toujours d'un phénomène d'arythmie légère qui peut être décélé, malgré son peu de valeur, au moment où les deux contractions sont sur le point de se rencontrer. Ainsi nous constatons, chez le N° 11, à l'occasion d'une élévation de température graduelle de 16° à 20°, des inversions de rythme qui ne deviennent apparentes qu'au moment des rencontres de mouvement et qui déterminent une sorte de stationnement autour de la conjonction. Mais, chez tous les autres embryons décrits, le changement rapide des combinaisons, qui tient à une différence notable des deux rythmes, ne permet à aucune inversion de se manifester, malgré la température élevée à laquelle se fait l'examen (N°s 6-7). Nous avons, au stade H, au chapitre *Irritabilité*, donné la clef de ces hésitations rythmiques qui ne deviennent apparentes qu'au cas où les deux révolutions latérales sont de durée presque égale, pendant les périodes de grande excitabilité voisines du dérèglement; la précision du point de repère de la rencontre totale permet alors de les mesurer (Voir p. 347).

2° L'AMPLITUDE ÉGALE DES CONTRACTIONS LIBRES, DU MÊME COTÉ
EN MILIEU CONSTANT.

Elle se vérifie, chez tous les embryons, dans tous les mouvements libres, c'est-à-dire en dehors de toute compétition du mouvement inverse et à l'abri de tout obstacle extérieur. *Le retour constant à la ligne médiane est la condition, sine qua non, de la mesure visuelle exacte du déplacement.* L'ampleur peut différer entre les mouvements opposés.

3° LA PROPAGATION DE L'ONDE.

Je montrerai, à l'étude des conditions actuelles du mouvement, *le recul du point de départ de la contraction jusqu'au 10^e segment, pendant le stade I.* La propagation se fait à partir du myotome initiateur, *en deux sens différents*; cependant on ne l'aperçoit nettement qu'en arrière. Elle se voit surtout chez le N° 8, où la retenue très grande du pédicule cause une déviation moins accentuée du corps. Elle reste nettement cantonnée, au début du stade, dans la région moyenne du pédicule; elle s'étend chez le N° 3 (fig. XXVI et XXXIII) jusqu'au 18^e myotome, si l'on apprécie sa limite par la courbe de flexion et jusqu'au 16^e seulement si l'on en juge par l'examen microscopique du resserrement contractile. Chez le N° 8, à 16-18°, elle s'étend, à la 76^e heure, jusqu'au bord postérieur de

l'attache vitelline, c'est-à-dire jusqu'au $1/3$ postérieur du corps et à la 95^e heure, au début du stade K, jusqu'au $1/4$ postérieur de l'embryon, en empiétant alors sur le segment libre post-pédiculaire. On peut donc dire que l'arrivée de l'onde propagée derrière le pédicule marque la fin du stade I, ainsi qu'en témoignent les figures XXXVII et XXXVIII, qui donnent pour cette période le maximum de flexion.

4° L'AUTONOMIE DE CHAQUE BANDE MUSCULAIRE.

Elle est démontrée, comme auparavant, par la durée légèrement inégale des rythmes de chaque contraction latérale. Cette inégalité se montre assez forte parfois pour déterminer, même en milieu constant, des changements rapides des combinaisons motrices (N° 7). La différence des rythmes peut aller jusqu'à rendre difficile la reconnaissance du sens dans lequel les attitudes se suivent (voir tableaux XIV, XV, XXIII).

Les effets différents de l'élévation et de l'abaissement de la température sur chacun des muscles latéraux confirment leur isolement physiologique mutuel.

5° L'IRRITABILITÉ.

I. A l'intérieur de l'œuf.

II. Exploration directe de l'embryon, après ouverture de l'œuf, par les agents mécaniques (p. 404) ; 1° L'excitabilité à la piqure (p. 405) et la conduction de l'excitation (p. 406) ; 2° Le plissement forcé du corps (p. 406) ; 3° L'exploration par le choc (p. 407) ; 4° L'effet tardif des blessures (p. 408).

III. Résumé des résultats (p. 408).

I. *A l'intérieur de l'œuf intact.* L'effet des températures variables et de quelques agents chimiques et mécaniques a été décrit à propos du rythme ; nous n'y reviendrons pas.

II. *Exploration directe de l'embryon, après ouverture de l'œuf, par les agents mécaniques.* Les résultats obtenus prouvent que seule l'excitation directe du muscle capable de se contracter produit une réaction. D'autres tissus sont peut-être fonctionnels et irritables dans l'organisme, à la même époque ; peut-être constituent-ils, comme le muscle, des réactifs isolés, mais aucun d'eux en tout cas, ni l'ectoderme, ni les tissus profonds, ne sont capables de donner au muscle une incitation, ni de transporter une excitation jusqu'à lui. L'observation des mouvements a démontré, que la contraction garde, au stade I, les caractères qu'elle offrait aux stades précédents ; de même les réactions provoquées sont semblables pendant les 3 stades G, H, I. L'exploration faite actuellement fournit seulement des réponses plus nettes parce que l'animal est plus développé ; mais elle s'adresse à une fonction dont les caractères

essentiels n'ont pas changé depuis son avènement. Les différences entre les stades ne concernent pas la qualité des réactions ; elles se rapportent à leur grandeur, à leur intensité et dépendent de la quantité du muscle mise en jeu. *L'irritabilité, au stade I, représente donc à juste titre celle de toute l'époque automatique.*

J'ai cherché les zones excitables par trois procédés, la piqûre, le choc et la plicature de l'embryon.

1° *L'excitabilité à la piqûre.* J'ai parcouru avec l'aiguille, sans obtenir de réponse, même en traversant les chairs, tout le segment post-pédiculaire de l'embryon SI (N° 1, Irritabilité, N° 3, Anatomie et mouvement) et de l'embryon IIx¹ (N° 4, Irritabilité, N° 7, Anatomie). Sur le reste du corps, les piqûres pénétrantes n'ont été efficaces que *sur les territoires contractiles* ; ainsi, au-dessus du pédicule, la piqûre n'a produit d'effet qu'à partir du point où le muscle était activé par l'onde propagée (16^e-18^e myotomes chez SI, 20^e-21^e chez IIx¹).

Sur les embryons, IIx et principalement chez IIx¹ et IIx² (N° 4 et 2 Irrit.), la recherche a été poussée plus loin. Les frôlements, frottements, râclages superficiels, écorchures cutanées faites à la pointe de l'aiguille sur la zone musculaire sensible, n'ont provoqué aucune réponse localisée ou générale en rapport bien déterminé avec l'excitation. Ces manœuvres répétées ont eu pourtant comme résultat d'accroître, comme le fait un voyage forcé de l'embryon dans la coque (N° 4), l'activité générale du fonctionnement musculaire. Mais même une forte pression de la surface tégumentaire, qui suffit à déprimer et à déplacer visiblement les myotomes sous-jacents, n'obtient qu'un effet d'excitation générale modérée, se traduisant par un renouvellement un peu plus fréquent des mouvements.

Il n'en est plus ainsi si la pointe pénètre jusqu'au muscle en perçant la peau et l'on obtient, par ce procédé, des résultats précis et constants. Cependant on ne peut toujours graduer exactement la pénétration ; le plus souvent le muscle dilacéré répond par une *contraction tonique localisée, pendant que le reste de la bande musculaire précipite ses mouvements cloniques* ; mais si l'on pénètre moins loin dans le muscle, si l'excitation, tout en étant portée directement sur lui, reste une piqûre et ne va pas jusqu'à la déchirure, elle ne provoque alors aucune contracture locale, et la bande musculaire correspondante montre, sur tout son territoire fonctionnel, un *renouvellement de ses contractions 2 à 3 fois plus fréquent que celui de la bande opposée*. Celle-ci n'est pas touchée par l'excitation et *continue à battre sur le rythme précédent*. Il m'a paru que les myotomes antérieurs, qui sont les

plus actifs sont aussi les plus excitable ; ils répondent plus tôt et se contractent plus vite. On obtient, plus aisément, une réponse uniquement clonique en piquant les myotomes postérieurs.

La contracture expérimentale des myotomes sus-pédiculaires antérieurs et moyens d'un côté empêche le battement rythmé de se produire de ce côté, tant que sa détente n'est pas commencée, tandis que la contraction tonique des myotomes postérieurs s'accompagne très bien d'une répétition plus vive des mouvements cloniques dans la partie antérieure de la même bande musculaire (N° 4, Irrit.). L'explication de cette différence est simple : quand les myotomes initiateurs du mouvement sont contracturés, les postérieurs, ne recevant pas d'incitation, n'ont pas de contraction propre ; mais dès que la détente a commencé et qu'un battement clonique, si faible soit-il, réapparaît dans les myotomes antérieurs, la transmission de la contraction se propage jusqu'au bout.

Chez l'embryon IIx¹ (N° 4, Irrit.) de la fin du stade, les myotomes post-pédiculaires, piqués, n'ont pas répondu ; le segment post-pédiculaire reste donc *à la fois inactif et inexcitable pendant tout le stade I* ; car l'aspect de la courbure de flexion et l'examen direct du resserrement myotomique ont déjà prouvé que l'augmentation graduelle d'ampleur du déplacement caudal doit être rapportée à l'action des seuls myotomes pédiculaires, favorisée par le relâchement progressif de l'attache vitelline. La piqure des segments du bord postérieur du pédicule est efficace à la fin du stade I, mais ce n'est qu'au stade K que les myotomes post-pédiculaires se montrent irritables et se contractent.

La conduction de l'excitation. C'est le muscle qui conduit la stimulation et il le fait sans qu'on puisse invoquer, pour cette conduction, une cause mécanique ; les embryons N°s 2 et 4 (Irritabilité) n'ont montré, ni au moment de la piqure myotomique postérieure qui provoque l'accélération des battements, ni pendant tout le temps de celle-ci, aucune onde propagée se dirigeant d'arrière en avant et pourtant c'est toujours le 10^e myotome qui est le point de départ de la contraction ; la communication physiologique entre les derniers myotomes fonctionnels et le myotome « initiateur » fait soupçonner une continuité de substance entre les myotomes ; mais celle-ci, au point de vue histologique, reste à démontrer.

²⁰ *Le plissement forcé du corps* n'a aussi d'action que dans la région des muscles actifs (N° 4 Irrit., IIx¹). Il agit par tiraillement des muscles et provoque une réaction plus grande de la part du muscle placé sur la

convexité de la courbe que de celui-ci qui est à l'intérieur de celle-ci. Effectué au niveau du bord postérieur du pédicule, il agit davantage si au lieu de plier le corps dans le sens latéral seulement, on élève en même temps le segment postérieur. Les réponses, toujours doubles dans ces manœuvres, paraissent d'autant plus vives de chaque côté que la bande musculaire correspondante a été plus distendue. Les résultats, acquis par ce procédé, sont moins nets qu'avec l'aiguille ; celle-ci, par son excitation plus précise, entraîne une réaction mieux caractérisée.

C'est à la plicature violente de l'embryon au niveau du bord antérieur du pédicule que l'on doit attribuer la contracture des myotomes de cette région lors du coup suivi de déchirure, asséné par l'aiguille sur la tête de IIx^2 (N° 2, Irrit.), de sorte que l'on peut, par le procédé de la plicature, et grâce à la traction qui en résulte, obtenir comme avec la piqure, suivant le degré de l'excitation, soit la simple augmentation de rapidité du rythme, soit une contraction tonique localisée. Chez IIx^2 , la flexion tonique antérieure fut accompagnée de trémulations légères du tronc que l'on peut considérer comme une suite de petites oscillations cloniques précipitées des myotomes automatiques situés au delà de la zone de contracture.

3° *L'exploration au choc.* Qu'un coup soit appliqué avec le plat de l'aiguille sur la tête ou la queue, qu'il soit modéré, dû par exemple au choc de la tête en mouvement sur l'aiguille ou plus important, du fait du transport de l'instrument à la rencontre de la tête mobile, ou même qu'il soit violent et alors consécutif à la détente soudaine de l'aiguille préalablement courbée, *du moment que, directement ou indirectement, il n'intéresse pas le territoire contractile, il ne produit pas d'effet* ; le rythme est intégralement conservé ; et les combinaisons motrices se déroulent dans l'ordre qui pouvait être prévu avant l'application de l'excitant.

Le choc de l'aiguille bandée sur la zone musculaire active est toujours efficace. Il n'a pas seulement pour conséquence, dans la bande frappée, une contracture localisée et au delà, une fréquence plus grande des mouvements, il cause une précipitation générale des deux contractions. Ce résultat tient à la violence de l'excitation, qui atteint à la fois les deux bandes musculaires, tandis que la simple piqure ne produit qu'un effet unilatéral, limité à la bande musculaire directement lésée.

De cette étude des stimulations mécaniques, résulte la notion générale que l'effet obtenu par des excitations sur le muscle est toujours une

augmentation d'activité. Je n'ai jamais observé d'arrêt ou de ralentissement des mouvements après une stimulation.

4° *L'effet tardif des blessures.* Quand le revêtement est déchiré, la mise en présence directe des cellules et de l'eau de mer détermine des lésions locales qui se manifestent d'une façon apparente, aux alentours de la plaie, par une opacité des tissus ; cette opacité s'étend d'autant plus loin que la porte d'entrée est plus grande ; dans le cas de IIx^2 (N° 12, Irrit.) elle envahit finalement toute la tête. En dehors de cette action locale, due à la pénétration de l'eau de mer dans le corps, la même cause engendre des *phénomènes généraux* qu'il faut bien se garder de rapporter à l'intervention mécanique. Au bout d'un temps variable, d'autant plus court que la blessure est plus grande, survient une diminution d'ampleur des mouvements qui aboutit rapidement à l'immobilisation (Embryon I^2 , N° 5, Mouv. ; et IIx^2 , N° 2, Irritab.). Chez IIx^1 (N° 4, Irrit.) la localisation des piqûres, à la bande musculaire D, détermina la cessation isolée des battements de cette dernière ; mais le plus souvent, quand les blessures sont importantes, l'arrêt est général.

Il ne s'agit pas de stupeur due à l'ébranlement mécanique, puisque les animaux continuent leurs mouvements pendant quelques minutes après l'intervention. La mise en communication des milieux intérieur et extérieur paraît être la seule cause de l'arrêt ; cependant le mécanisme intime de sa production reste ignoré ; la part des phénomènes d'osmose, d'imbibition, de changements de composition des humeurs au moment de la cessation du mouvement, serait intéressante à rechercher. La reprise des contractions après un temps variable, indique peut-être une adaptation des tissus à de nouvelles conditions ; pourtant, nous ne savons s'il persiste à ce moment une réelle modification du milieu intérieur, ou si déjà une cicatrisation rapide, en rétablissant la continuité du tégument, permet le retour aux conditions antérieures.

Dès sa réapparition, la contraction est rythmée et possède, pour la régularité de son renouvellement, les caractères essentiels qu'elle avait avant la blessure. Elle est manifestement plus faible au début ; mais son intensité augmente rapidement. L'autonomie musculaire unilatérale s'affirme, dans certains cas, par la reprise isolée d'une seule contraction myotomique.

Résumé des résultats. — Les embryons de Sélaciens, n'offrent pas, comme ceux des Amphibiens (WINTREBERT 1904-1905-1920 *e-g*), une « irritabilité primitive aneurale de l'ectoderme », mais ils possèdent,

comme eux, outre le cœur, un tissu irritable sans le secours du système nerveux : le tissu musculaire squelettique.

Nous pouvons résumer ainsi les caractères de l'irritabilité musculaire aneurale de l'appareil locomoteur, par les agents mécaniques.

I. Seuls les myotomes capables de se contracter sont excitables.

II. Le muscle ne répond à une excitation mécanique que si elle porte directement sur lui. L'excitation faite à distance est sans effet ; les attouchements, raclages, pressions légères à travers la peau, augmentent son activité, mais d'une façon imprécise ; les excitations très efficaces sont les blessures profondes provoquées par la piqure, le choc, la pression violente, la distension (plissement).

III. La bande contractile pénétrée par l'aiguille *conduit l'excitation sans l'intermédiaire d'une onde de propagation* ; la piqure postérieure d'une bande fonctionnelle actionne en effet le « myotome initiateur » antérieur, sans qu'une onde propagée à rebours, c'est à dire vers l'avant, puisse être décelée.

IV. Le muscle directement excité a des modes de réponse variables suivant le degré de l'excitation ; ce sont : l'accroissement de la rapidité du rythme avec diminution de l'amplitude, les trémulations continues, la contracture. Cette dernière n'existe jamais qu'au point blessé et *ne se propage pas*.

V. La contracture des derniers myotomes fonctionnels, consécutive à une piqure, s'accompagne d'un redoublement de vitesse des oscillations antérieures ; mais celle des myotomes, qui sont le point de départ de la contraction dans la région pédiculaire antérieure, n'est plus accompagnée d'oscillations cloniques ; les mouvements rythmés du même côté cessent et ne reprennent qu'à la détente de la contracture.

VI. L'effet d'une piqure légère reste limité à la bande myotomique piquée ; cette localisation prouve l'isolement fonctionnel des deux bandes myotomiques latérales.

VII. L'effet d'une excitation mécanique est toujours accélérateur, jamais inhibiteur.

VIII. L'immobilisation tardive n'est pas due à la stimulation mécanique, puisque celle-ci est toujours suivie d'une phase de mouvements ; elle est probablement le résultat d'une *action chimique secondaire consécutive à la pénétration d'eau de mer par la blessure*, à l'intérieur du corps.

B. LE MOUVEMENT ACTUEL.

1^o *Aspect général de l'embryon au repos.*

La position de l'embryon, soulevé au-dessus du vitellus par le gonflement de la cavité abdominale et des sacs coelomiques et la forme des trois segments principaux, céphalique, pédiculaire et post-pédiculaire, avec leurs longueurs relatives, sont indiquées sur les figures xxiv à xxxi et ont déjà fait le sujet des descriptions anatomiques. Nous ne donnerons ici que quelques détails particuliers. Le segment post-pédiculaire, complètement inerte, subit, sans pouvoir se redresser, les déformations dues aux obstacles éventuels environnants. C'est ainsi que le N^o 5 présente, en même temps qu'une courbure en crosse, une déviation importante et passive de la région postérieure vers la gauche (fig. xxviii) ; elle résulte probablement d'un tiraillement glaireux, et confère au déplacement une allure un peu spéciale. Mais la déviation, souvent plus réduite, peut rester localisée au crochet de la crosse ventrale, et ne tenir qu'à son frottement sur le vitellus (fig. xxxvii et xxxviii). En raison de l'allongement rapide de la queue, il y a lieu de considérer comme régulier, à la fin du stade, ce frottement vitellin. Pendant la pause, au début du stade, un embryon, dont aucune extrémité ne touche le vitellus, *revient naturellement à la ligne de départ*, qui se confond alors avec la ligne médiane du corps.

2^o *Le territoire de contraction.*

Au début du stade, il s'étend jusqu'au 16^e-18^e segment ; cette limite est placée au niveau de la jonction du 1/3 postérieur avec les 2/3 antérieurs de l'animal. A ce moment, le segment post-pédiculaire est peu développé, la queue proprement dite est presque absente et le pédicule est très étendu ; c'est pourquoi le domaine contractile se trouve éloigné du bord pédiculaire postérieur (N^{os} 1, 2, 3, fig. xxiv, xxv, xxvi). Vers la fin du stade, la motilité saisit les myotomes situés au-dessus de ce bord, les 20^e, 21^e segments (N^{os} 4, 5, fig. xxvi, xxviii, xxix ; mais, en raison de l'allongement caudal concomitant, ceux-ci ne se trouvent encore qu'au début du 1/3 postérieur du corps. Chez le N^o 11 (fig. xxxvii), on a reconnu la fin du territoire contractile à l'entrée du segment post-pédiculaire, c'est-à-dire, après les 5/7 antérieurs du corps. Au début du stade K, la propagation s'étend nettement sur le segment post-pédiculaire, jusqu'au 1/4 postérieur de l'embryon, c'est-à-dire jusqu'au 24^e myotome.

L'exploration de l'irritabilité par les agents mécaniques (voir Irritabilité) a confirmé que les myotomes actifs ne s'étendaient pas au stade I sur le segment post-pédiculaire.

3° *L'attitude de flexion maximale et le recul du « myotome initiateur ».*

A. Déplacement latéral : a) le fond de la courbe (p. 411) ; b) la tête (p. 412) ; c) le segment post-pédiculaire (p. 412)

B. Cabrement (p. 412).

A. *Déplacement latéral.* L'aspect général du mouvement est le mieux donné par les diagrammes des figures XXXIV (N° 4), XXXVII et XXXVIII (N°s 10 et 11).

a) *Le fond de la courbe.* On y voit que le fond de la courbe est toujours rejeté du côté de la ligne médiane, opposé à la contraction ; mais malgré l'augmentation de vigueur des muscles et l'extension de la motilité, ce rejet n'est guère plus accentué que dans le stade précédent, sauf tout à la fin de l'étape où la courbe est plus arrondie (fig. XXXVIII). Le pli angulaire, qui faisait suite précédemment au segment branchio-céphalique fléchi, est moins visible. Le fond de la courbe maximale est toujours reporté à quelques myotomes en arrière du premier segment pédiculaire, qui se trouve être d'abord le 6^e, puis le 7^e. Le sommet de la courbe est déjà chez le N° 3, c'est-à-dire dans la première moitié du stade, entre le 8^e et le 9^e myotomes ; chez le N° 4, à l'entrée du dernier tiers de l'étape, il se trouve entre le 9^e et le 10^e segments.

La détermination du point culminant de la flexion est fort importante, car il nous révèle *la place du myotome initiateur*, c'est-à-dire du muscle qui commence le mouvement ; sa contraction est la seule qui, théoriquement, se produise entière et complète dans la première courbe de flexion, ou courbe maximale, pendant que, de chaque côté de lui, l'onde propagée s'effectue ; sa détente est le signe de la déflexion de la courbe maximale, malgré que dans les myotomes voisins le maximum de flexion s'établisse. Le point de départ de la contraction recule avec l'âge et les progrès de la croissance ; mais, en raison des résistances que le mouvement rencontre de la part du squelette céphalique et du pédicule dans les premiers stades, ce recul, et les manifestations qui en dérivent, sont peu apparents ; ils sont plus visibles au stade I qu'auparavant.

Il est assez facile, sur le trajet de la courbe, en dehors de son sommet, de situer les points d'attache antérieur et postérieur du pédicule ; on le peut d'autant plus facilement que la ligature de l'attache est plus serrée,

et, à ce point de vue, nous rencontrons quelques variations dans le comportement des embryons : le N° 10 (fig. xxxvii) les indique mieux par exemple que le N° 11 (fig. xxxviii) chez lequel la courbe du mouvement est plus arrondie. De plus, on constate pour la première fois chez ces embryons, en arrière du pédicule, un pli comparable à celui du segment céphalique, qui indique l'arrivée de la contraction dans les *myotomes sus-pédiculaires postérieurs*. Le segment postérieur ne suit donc plus passivement l'orientation du territoire pédiculaire contracté, il commence à se dévier pour son propre compte à la fin du stade.

b) La tête fait, avec l'axe longitudinal médian qui représente la ligne de départ, un angle de plus en plus grand ; il est de 40° chez les N°s 1, 2, 10, de 45° chez le N° 11, de 60° chez le N° 8. Maintenant que la queue aussi fait avec la ligne médiane un angle mesurable, il est intéressant de noter la position réciproque des deux extrémités dans la flexion maximale. Chez le N° 8, à la fin du stade, l'angle qu'elles forment est proche de l'angle droit ; chez le N° 11, un peu plus jeune, il équivaut à 80°.

c) Le segment post-pédiculaire augmente d'abord peu à peu sa déviation passive et nous venons de voir (N°s 10 et 11), qu'à partir des trois quarts du stade environ, on surprend parfois un déplacement actif déterminé par les myotomes de la marge pédiculaire.

Il est rare qu'à la fin du stade, l'extrémité caudale allongée et recourbée ne traîne pas légèrement sur le vitellus ; elle subit de ce fait une déformation passive qui la laisse, au repos, déviée d'un côté ou de l'autre de la ligne médiane. La contraction opérée du côté de la déviation passive porte naturellement la queue beaucoup plus en dehors de la ligne médiane que la contraction inverse ; celle-ci ne peut même pas toujours corriger la déformation ; et quand l'embryon s'incline de son côté, le contact vitellin est encore accru ; c'est ce que nous voyons chez le N° 10 (fig. xxxvii). Aux 3/4 de l'étape I (N° 11), l'angle du déplacement caudal, par rapport à la ligne médiane, atteint 30 à 35°.

B. *Cabrement*. L'élévation de la tête, avec approfondissement de l'ensellure dorsale, est le résultat ordinaire de la conjonction totale. Mais l'élévation de la tête peut se combiner avec le mouvement latéral dans les conjonctions partielles. Cette variété de déplacement, qu'on peut désigner sous le nom de *circumduction céphalique*, s'aperçoit aisément quand l'attache pédiculaire est serrée (N° 8).

4^o *Le déterminisme des mouvements.*

a) L'aspect général de la courbe (p. 413). — b) La torsion sur l'axe longitudinal (p. 413). — c) Le rejet du fond de la courbe du côté opposé à la contraction (p. 413). — d) Le retour à la ligne médiane (p. 413) e) Le cabrement (p. 414). — f) La circumduction céphalique (p. 414). — g) Le frottement de l'extrémité caudale sur le vitellus (p. 414).

Il importe, pour évaluer l'importance des conditions mécaniques, de se rappeler les dispositions anatomiques déjà signalées : les longueurs relatives des divers segments du corps, leur forme, leur situation, la constitution du pédicule à sa base et l'élargissement des coelomes. Le mouvement est évidemment la résultante de l'effort des myotomes actuellement contractiles, luttant contre diverses résistances provenant de l'embryon lui-même ou de ses annexes.

a) *L'aspect général de la courbe.* L'augmentation de la puissance contractive des myotomes placés derrière le 7^e et le relâchement léger du lien pédiculaire antérieur s'associent dans l'effacement du pli céphalique primitif (pl. c. fig. xxxiv). Le fond de la courbe désigne, comme nous l'avons vu, la place du « myotome initiateur ». L'avènement de la contraction, à la limite du segment postérieur libre, détermine l'apparition d'un pli à son union avec le territoire pédiculaire, immobilisé par l'attache vitelline (fig. xxxviii).

b) *La torsion sur l'axe longitudinal accompagne*, depuis le début des mouvements (fig. vii), le déplacement céphalique ; son déterminisme est ici le même qu'aux stades précédents. Le déplacement postérieur de la courbe est en général trop faible pour laisser voir une torsion semblable ; cependant on a signalé, chez le N^o 4, une inclinaison dorsale vers le centre de courbure, alors que le déplacement caudal ne s'accompagnait pas de frottement vitellin ; elle résulte en partie du même mécanisme que la torsion céphalique ; il s'agit d'un raccourcissement des fibres musculaires plus étendu dans la partie myotomique sus-chordale que dans la région inférieure fixée par l'attache vitelline.

c) *Le rejet du fond de la courbe du côté opposé à la contraction* tient, comme auparavant, à la fixation de l'embryon, par les bords du pédicule plutôt que par sa partie moyenne, qui se relâche ; un début de relâchement des liens pédiculaires est visible sur la figure xxxviii.

d) *Le retour à la ligne médiane.* L'ensemble du pédicule constitue toujours une amarre longitudinale assez ferme pour ramener au repos, dans son axe, la région moyenne de l'embryon, grâce à l'élasticité des tissus et particulièrement de la corde dorsale. Ce retour constant à la ligne mé-

diane de départ est une circonstance heureuse ; c'est elle qui permet à l'observateur l'appréciation du rythme et la mesure de l'ampleur des contractions successives ; grâce à elle on peut affirmer que la répétition d'un même déplacement prouve la puissance égale de chaque contraction unilatérale.

e) *Le cabrement* se rapporte aux mêmes causes qui ont été indiquées au stade H ; *il est seulement plus apparent* probablement en raison du développement, plus étendu des fibres musculaires au-dessus de l'axe chordal.

f) *La circumduction céphalique* est une combinaison du cabrement et du déplacement latéral, dans les conjonctions partielles (N° 8).

g) *Le frottement de l'extrémité caudale sur le vitellus*, par suite de l'allongement rapide de la queue et de la courbure en crosse du segment post-pédiculaire inactif, est un phénomène constant et régulier à la fin du stade. Il a pour conséquence de gêner le déplacement de l'extrémité, comme il est indiqué sur les figures XXXVII et XXXVIII ; la liberté plus grande de mouvement, que possède la partie moyenne de la crosse, entraîne l'inclinaison de son bord supérieur du côté contracté, c'est-à-dire une torsion longitudinale d'origine étrangère à la constitution même de l'embryon, distincte de celle qui provient de la contrainte pédiculaire, et qui lui est surajoutée.

C. L'APPARITION ET LE MODE PRIMITIF DES MOUVEMENTS DU CŒUR.

I. L'apparition tardive de la motilité cardiaque. Embryons SIII, SI, BI', SII, H (p. 415).

II. L'état avancé de la différenciation anatomique au moment de l'apparition de la motilité. Embryons IIx², IIx³, IIx' (p. 416).

III. L'extension progressive de la contractilité sur le tube cardiaque (p. 416).

Il est fort intéressant de comparer le mode d'apparition des battements locomoteur et cardiaque. Pour reconnaître les premiers battements du cœur, j'ai ouvert l'enveloppe, enlevé rapidement les glaires du pôle dorsal et renversé l'embryon sur le côté ; le cœur est alors regardé par transparence, soit sur fond clair, soit sur fond noir. L'ouverture de la coque m'a semblé nécessaire, en raison de la nécessité d'examiner la face latérale par transparence, car les mouvements sont difficiles à voir si le cœur se projette sur le fond jaunâtre de la boule vitelline. Je ne pense pas que le contact direct de l'eau de mer à la surface de l'embryon puisse arrêter les battements en quelques minutes, car les battements du cœur qui ont été notés, n'ont faibli et disparu qu'au bout de plusieurs heures. Le procédé adopté a donc l'avantage de montrer sans conteste les caractères de l'onde, sans être malfaisant. Il ne pro-

voque la cessation du mouvement que si l'on a blessé l'embryon, et, dans ce cas, le mouvement locomoteur s'arrête aussi (voir Irritabilité), mais l'arrêt est tardif. Le premier contact de l'eau de mer stimule l'activité des myotomes et l'on peut penser que la même action excitante s'exerce aussi sur la fibre cardiaque,

I. — Un premier fait intéressant est la *naissance tardive de la motilité cardiaque, par rapport à la motilité myotomique*. L'apparition des battements du cœur a lieu *dans la seconde moitié et parfois au début du troisième tiers du stade I*, quand le rapport L.t. : L.pp. est de 3 environ. La contraction du cœur survient ainsi trois jours environ après celle des premiers myotomes, à la température de 16 degrés; elle est contemporaine de la contractilité des 19^e et 20^e myotomes du tronc. Voici le résumé de quelques observations :

SIII (N^o 1 stade G, fig. VII). Pas de battement; le tube cardiaque, presque rectiligne, montre un léger rétrécissement atrio-ventriculaire et une dilatation légère de la région auriculaire.

SI (N^o 3, stade I, L.t. : L.pp. = 3,4; fig. XXVI et XXXIII). Pas de battement; l'oreillette et le ventricule sont très distincts; la première est notamment plus large que le second; l'orifice auriculo-ventriculaire est étroit. L'embryon, sorti de la coque en très bon état, manifeste, au moment de l'examen, des mouvements locomoteurs très réguliers.

BI¹ (N^o 7, stade I, 51^e heure du mouvement locomoteur. Temp. d'élevage : 20^o C. environ, seconde moitié du stade I, L.t. : L.pp. = 3,15). Pas de battement, 3 minutes après l'ouverture de la coque, c'est-à-dire le temps de dégager l'œuf des glaires et de le tourner sur le côté. Les mouvements locomoteurs continuent. Le cœur se présente sous l'aspect d'un tube légèrement contourné.

SII (semblable à I² du stade I (fig. XXVIII à XXXI), c'est-à-dire appartenant au troisième tiers du stade, L.t. : L.pp. = 2,93. Temp. 16^o C.). Contraction lente vermiforme du tube cardiaque, partant, toutes les 5 à 6 secondes, de l'extrémité vitelline de l'oreillette.

H(N^o 4 du stade I, L.t. : L.pp. = 3,07, fig. XXVII et XXXIV). Le cœur bat; il est contourné et présente une différenciation déjà nette en oreillette et ventricule; des ondes faibles et de venue irrégulière semblent être les premières manifestations fonctionnelles, altérées peut-être dans leur rythme par l'isolement d'une plage blastodermique dorsale, qui a permis le renversement facile de l'embryon et l'examen du cœur par transparence.

II. — L'apparition des battements se produit donc dans la seconde moitié du stade I; mais un second fait découle de ces observations, c'est *l'état avancé de la différenciation anatomique au moment de l'apparition de la motilité*; non seulement le tube cardiaque est contourné, mais déjà le ventricule et l'oreillette, distincts l'un de l'autre, forment des cavités séparées par un orifice étroit, pendant que le sinus n'est encore qu'une région mal délimitée de l'oreillette.

III. — Poursuivons notre enquête. Les embryons IIx, dont l'irritabilité myotomique a été explorée par les agents mécaniques, apportent quelques précisions nouvelles.

IIx² (N° 2, Irritabilité; L.t. : L.pp. = 3) ne montre pas encore, à 16° C., de battement cardiaque.

IIx⁰ (N° 6, Anatomie, fig. xxxii; N° 3, Irritabilité; L.t. : L.pp. = 2,83) a un cœur mobile qui, à 17° C., présente toutes les 3 secondes environ, un léger mouvement péristaltique du sinus et de l'oreillette; l'onde ne *paraît pas se propager sur le ventricule*, plus étroit que la cavité atriale; le canal bulbaire, qu'on ne distingue du ventricule que par son calibre plus étroit et son orientation différente, ne présente aucune contraction.

IIx¹ (N° 7, Anatomie; N° 4, Irritabilité; L.t. : L.pp. = 2,65) montre les trois cavités cardiaques animées d'une onde vermiforme, à point de départ sinusien; la propagation envahit le ventricule, mais *s'arrête au premier tiers du bulbe*.

Ces dernières constatations montrent que *la contractilité n'est pas établie d'emblée jusqu'au bout du tube cardiaque*; elle est limitée d'abord à la moitié postérieure, au sinus et à l'oreillette, puis envahit progressivement le ventricule et le bulbe; *elle avance peu à peu sur celui-ci, comme on voit, sur les bandes myotomiques, l'onde propagée gagner des myotomes de plus en plus éloignés de la tête* A la fin du stade I, le tiers postérieur du bulbe est seul à se contracter.

D. LA DURÉE DU STADE I ET L'ESTIMATION DE L'ÂGE DES EMBRYONS EXAMINÉS.

I. Œufs d'été (p. 417). — Embryons z (p. 417), I² (p. 418), IIx⁰ (p. 418), IIx², IIx¹ (p. 419), BI¹ (p. 419), h (p. 419)

II. Œufs d'hiver (p. 420). — Embryons Sba², Sba³, Sba¹ (p. 420).

III. Comparaison avec les résultats de VAN WYHE sur *Pristiurus* (p. 420).

Nous avons reconnu que les embryons à trois fentes branchiales pouvaient être sériés par le rapport L.t./L.pp., dont la valeur oscille entre 4 (stade H) et 2,5 (stade K). Au premier tiers de l'étape est

l'embryon E (N° 1, Anat.; $r = 3,88$); à l'union du premier et du second tiers se placent les embryons D (N° 2, Anat.; $r = 3,5$) et SI (N° 3, Anat.; $r = 3,4$); dans le second tiers et près du troisième, est classé l'embryon H (N° 4, Anat.; $r = 3,07$; entre les 2^e et 3^e tiers, se classe IIx² (N° 2, Irrit.; $r = 3$); enfin les I² (N° 7, Anat.; $r = 2,93$), IIx⁰ (N° 6, Anat.; $r = 2,83$) et IIx¹ (N° 7, Anat.; $r = 2,65$) appartiennent au 3^e tiers.

Mais ce rapport ne sert à classer que les embryons sortis de l'œuf, c'est-à-dire destinés à périr à brève échéance à la suite de leur contact avec l'eau de mer. Au point de vue physiologique, le problème utile, mais en même temps difficile à résoudre, est de mesurer *l'âge des embryons dans l'œuf*. Pour y parvenir, nous allons examiner certains embryons, pris comme repères, chez lesquels nous avons noté la date d'apparition du mouvement, la température d'élevage et les caractères morphologiques visibles, tant à travers la coque qu'après fixation. Par comparaison, nous pourrons ensuite évaluer approximativement, la marche de la croissance, aux diverses températures, chez tout embryon vivant dont les conditions de culture, et l'instant du premier mouvement sont connus.

La température étant le facteur le plus important de la rapidité du développement, nous séparerons les œufs en deux groupes, suivant qu'ils ont été étudiés à une température élevée, ou à une température voisine de la normale, c'est-à-dire en été ou en hiver.

I. Œufs d'été.

Les embryons dont l'examen est le plus précieux, sont l'embryon z, sacrifié au début du stade K, l'embryon I² et les trois embryons IIx.

N° 8 (Mouv.) *Embryon z*. Il a été fixé à 98 h. 45, c'est-à-dire à 4 jours et près de 3 heures du premier mouvement. A ce moment, il présente l'indication de la 4^e fente qui marque le commencement du stade K. L'élevage ayant été fait à 16-18°, nous estimons qu'à cette température (17° en moyenne) le stade K est atteint vers la fin du 4^e jour. Nous avons, d'autre part, fixé à la 48^e heure la fin du stade H, dont le début coïncidait avec la 3^e heure du mouvement; la durée moyenne de chacun des stades H et I peut donc être évaluée, par cette seule observation, à environ deux jours pour une température moyenne de 17°C., étant entendu que les deux premières heures du mouvement appartiennent à la fin du stade G.

N° 5 (Anat. et Mouv.) *Embryon* I². Température moyenne : 18° C. Fixé 72 heures après le début de la motilité, il appartient déjà au 3^e tiers du stade I (fig. xxviii à xxxi, Lt./L.pp. = 2,93) ; son développement, rapide, aurait certainement atteint le stade K avant la fin du 4^e jour, à la même température.

N°s 2, 3, 4 (Irrit.) *Embryons* IIx. Ils ont été élevés dans les mêmes conditions ; nous avons, chez eux, fait coïncider autant que possible les observations biologiques et anatomiques. Voici d'abord les conditions de culture : les trois œufs furent reçus de Roscoff le 21 juin, à 15 heures, après un voyage de 4 jours ; à l'arrivée à la Sorbonne la température de l'eau était de 18° ; à 19 heures, elle montait à 19° ; les œufs furent déposés à plat, dans un large cristalliseur, sous une couche de 6 cent. d'eau ayant servi au transport ; puis ils furent relégués dans une chambre obscure et close, à l'abri des variations brusques et étendues de la chaleur. Les températures, des jours suivants, prises dans l'eau du cristalliseur, furent :

JOURS	9 HEURES	19 HEURES
—	—	—
22 juin	19°	20°
23 juin	18° 5	19° 5
24 juin	18°	17° 5
25 juin	17°	17°
26 juin	16°	15° 5

La chaleur fut donc lentement décroissante depuis le début de l'observation, suivant en cela, mais sans à-coup, la baisse générale extérieure de la température.

Le début du mouvement, variable suivant les embryons, commença pour le plus précoce, IIx⁰, 23 heures après son arrivée au Laboratoire.

IIx⁰. Début du mouvement : 22 juin, à 14 heures ; fixation : 25 juin, à 18 h. 30 ; durée du mouvement : 3 jours 4 h. 30. m. Anatomie : Lt./L.pp. = 2,83 fig. xxxii. Il se place donc après I² (Lt./L.pp. = 2,93), dans le 3^e tiers du stade I.

IIx². Début du mouvement : 23 juin, à 9 heures ; fixation : 26 juin, à 15 heures ; durée du mouvement 3 jours 6 heures. Anatomie : Lt./L.pp. = 3. Ce rapport le place au seuil du dernier tiers du stade I ; malgré que l'embryon soit d'une heure et demie plus vieux que le précédent, il montre donc une évolution un peu moins avancée ;

la diminution légère de la chaleur est la cause de ce retard.

IIx¹. Début du mouvement : on constate, le 23 juin à 9 heures, que le mouvement est assez accentué pour se transmettre jusqu'à mi-corps ; l'embryon est alors arrivé au stade H et le début peut être considéré comme ayant eu lieu 2 heures avant, vers 7 heures. Fixation : 26 juin, à 16 h. 20'; durée approximative du mouvement : 3 jours, 18 h. 30. Anatomie : L.t./L.pp. = 2,65. Le rapport, au seuil du stade K étant 2,50, nous constatons, comme pour l'embryon z, que la fin du 4^e jour, à une température moyenne voisine de 17°, marque la terminaison du stade I.

Les résultats dans leur ensemble sont donc suffisamment concordants pour nous permettre de conclure qu'à 17° C. de moyenne, l'embryon met deux jours à traverser le stade I, de même qu'il a mis 2 jours, à la même température, à passer tout ensemble la phase mobile des stades G et H. Ces conclusions sont appuyées par l'examen des embryons Ix⁰ et Ix², de la même série que les IIx, et qui, fixés à 4 jours 12 heures de la motilité, sont au début du stade K ; nous les retrouverons dans un autre mémoire, à l'étude de la liaison neuro-musculaire.

Les autres embryons d'été du stade I viennent inscrire leurs caractères dans des limites de temps voisines des précédentes, en rapport avec la température d'élevage.

Le N° 7 (Mouv.) *Embryon Bl*¹, élevé à 20°, se place déjà à la 51^e heure de la motilité (fig. xxxvi, L.t./L.pp. = 3,15) à la fin du 2^e tiers du stade I ; on saisit donc ici l'influence très considérable de la température sur la vitesse du développement.

Le N° 6 (Mouv.) *Embryon h*, élevé à 18°-19° et fixé à la 67^e heure du mouvement (fig. xxxv, L.t./L.pp. = 2,8) est plus avancé.

Il résulte de ces observations que l'apparition des poches branchiales, sur laquelle est fondée la sériation, n'est pas notée au même moment par l'examen externe et par l'étude histologique ; celle-ci la dénonce plus tardivement. La transparence des tissus démontre donc la présence d'une poche sur l'embryon entier, avant que l'étude des dispositions structurales permettent son signalement sur les coupes. Nous ne devons pas nous baser sur le seul examen histologique pour définir exactement un stade du développement, mais il y a peut-être avantage à effectuer la sériation par les seuls caractères externes, afin d'obtenir un classement rapide univoque et précis.

II. Œufs d'hiver.

Les indications, recueillies depuis le stade G, montrent que les N^{os} 10 et 11, SBa³ et SBa², ont évolué à une température de 15° environ, supérieure de 1° à la température moyenne des fonds où les œufs sont déposés dans la Méditerranée ; ils ont subi, côte à côte, les légères fluctuations du milieu ambiant, en l'espèce, une chambre fermée et obscure, et quelques montées de chaleur passagères au moment de leur examen journalier. Les renseignements décisifs sur l'état anatomique au stade I font défaut, parce que ces embryons ne furent sacrifiés qu'au stade K ; cependant nous avons, pour nous guider, la vue dorsale de l'embryon dans la coque et particulièrement la longueur relative des divers segments, traduite sur les diagrammes du mouvement (fig. xxxvii et xxxviii) 5 jours 18 et 19 heures après le début des contractions. Nous avons noté que leurs mouvements commencent au même moment, le 10 janvier 1918, à 15 heures. Les caractères présentés pendant le stade K, à l'ouverture de l'œuf, permettent encore d'évaluer *a posteriori* la date approximative du passage entre K et I. Nous déterminons, par ces moyens, que le N^o 10 atteint le début du stade K 8 jours 6 heures après la naissance du mouvement, et nous estimons qu'à la date où son observation est exposée (5 jours et 19 heures), il se trouve aux 2/3 du stade I ; en effet, si l'on prend le rapport L.t. : L.pp. sur son diagramme (fig. xxxvii) on obtient le chiffre 3.

Le N^o 11, SBa², a un diagramme (fig. xxxviii) qui le désigne comme un peu plus avancé, car le segment post-pédiculaire n'est pas contenu 3 fois dans la longueur totale.

Le N^o 9, SBa¹, cultivé entre 10 et 12°, c'est-à-dire à une température plus basse que les deux précédents, inférieure à celle du milieu naturel, a été observé 5 jours 2 heures après la naissance du mouvement ; à ce moment, il appartient encore au début du stade I.

III. Comparaison avec les résultats de VAN WYHE sur *Pristiurus*.

Nous pouvons comparer l'ensemble de ces résultats à ceux de VAN WYHE (1889, p. 140), obtenus sur un *Pristiurus* qui fut observé, du 27 mars au 23 avril, à une température de 16°, probablement à travers une coque exceptionnellement transparente ; l'auteur ne donne aucun repère anatomique, aucune désignation de passage aux stades H et I de BALFOUR, mais seulement quelques indications de longueur et de mouve-

ment. Les stades H et I paraissent durer chacun 3 jours ; nous avons estimé que le stade H commence quand l'auteur déclare, le 6 avril, que « la tête bouge », et finit le 8, quand « la queue bouge » ; la longueur pendant le stade oscille entre 4 et 5 mm. Pour nous, le stade I de cet embryon va du 9 au 12 avril ; il débute quand l'embryon a « presque 5 mm. » et finit quand il a « plus de 5 mm. »

Ces estimations contribuent à souligner l'*influence très considérable de la température sur le développement des Sélaciens* : ainsi, à 15°, SBa³ (N° 10, stade I) met, depuis l'apparition du mouvement, 8 jours 6 heures à atteindre le stade K ; à 16°, l'embryon de VAN WYHE met 6 jours à parvenir au même point ; à 17°, notre embryon z (N° 8, stade I) met 4 jours à parcourir les mêmes étapes H et I, à raison de 2 jours environ par étape, la motilité pendant le stade G ne durant que 2 heures. Ainsi pour un abaissement de température de 2 degrés, de 17° à 15° C., la durée des stades serait doublée.

Une remarque intéressante, au point de vue des rapports qui lient les constatations recueillies par l'examen externe et les renseignements donnés par les coupes, a été faite à propos du N° 6 (Mouv.). Les coupes ne signalent la 3^e poche branchiale que comme esquissée ; or, les caractères extérieurs de l'animal vivant (fig. xxxv) montraient que le segment postérieur au pédicule mesurait plus du tiers de la longueur totale et que par conséquent, l'embryon est à la fin du stade I ; la 3^e poche branchiale était très visible. Une constatation semblable a été faite chez l'embryon z (N° 8, Mouv.) pour l'apparition de la 4^e poche branchiale : c'est à peine si, sur les coupes, on voit, à son niveau, l'ébauche d'un recessus de la membrane pharyngienne vers l'extérieur, alors que l'embryon entier montrait nettement, par transparence, sa 4^e fenêtré branchiale.

CHAPITRE V

Discussion des résultats

Les auteurs qui, jusqu'à présent, ont examiné les premiers mouvements des Sélaciens n'ont pas reconnu que la contraction était aneurale et rythmée ; nous n'avons donc pas à discuter cette question avec eux.

Pour n'avoir pas suivi séparément le mouvement de chaque bande musculaire, ils n'ont pas observé son rythme régulier ; pour ne l'avoir

pas analysé suivant l'état variable ou constant du milieu, ils n'ont pas constaté son indépendance vis-à-vis de tout autre fonctionnement particulier de l'organisme.

Le problème de l'origine nerveuse ou musculaire de la contraction domine le débat. Sans entrer dans le vif de la querelle entre myogénistes et neurogénistes, et sans entamer d'une manière prématurée une discussion qui sera mieux placée après l'exposé complet des documents, je puis cependant faire remarquer que la connaissance des mouvements rythmés du corps, chez *Scylliorhinus canicula*, fournit un nouvel argument à ceux qui considèrent la substance musculaire comme capable d'une contraction propre en dehors du système nerveux. L'observation et l'expérience viennent à l'appui de cette assertion et il peut être intéressant de définir la part qui revient à l'observation dans la démonstration de l'origine musculaire des premières contractions. On pourrait imaginer qu'il existe, primitivement, deux systèmes nerveux fonctionnels, un droit et un gauche, absolument séparés l'un de l'autre et dirigeant les mouvements indépendants de chacune des bandes myotomiques latérales, et on pourrait supposer qu'à l'époque où le balancement égal vient prouver, par sa persistance, l'établissement d'une coordination bilatérale, les deux systèmes nerveux, auparavant distincts, se fusionnent. Mais l'examen des faits n'est pas d'accord avec cette hypothèse; en effet, au début du stade K, quand les modifications du mouvement primitif se produisent, les premiers signes de liaison bilatérale des mouvements sont précédés par une *phrase brève de troubles rythmiques unilatéraux*; on observe des inversions fréquentes dans le cycle des combinaisons motrices, des répétitions d'une même contraction avant l'exécution de la contraction opposée, des augmentations anormales de la durée des pauses, qui ne dépendent pas d'une cause extérieure, telle qu'un changement de milieu. Il semble dès lors justifié d'attribuer ces troubles à une cause interne, à l'action nerveuse. Nous aboutissons ainsi à découvrir, pendant une courte période, les manifestations de deux actions nerveuses unilatérales; mais alors, la notation des changements d'allure qu'elles provoquent nous interdit de rapporter au système nerveux le rythme absolument régulier qui caractérise les premiers stades du mouvement. L'analyse détaillée des faits, la succession des phénomènes suivie sur le même embryon, conduisent donc à la preuve de l'origine musculaire des contractions étudiées pendant les stades G, H, I.

L'observation est le seul procédé qui permette de suivre les événe-

ments de bout en bout et d'en donner une vue d'ensemble. L'expérimentation apporte plutôt la solution de problèmes particuliers; elle dégage aussi de toute incertitude la nature musculaire de la contraction primitive, en montrant sa reprise après l'ablation des centres nerveux.

A l'époque où apparaissent les premiers battements du corps, des tractus protoplasmiques radiculaires relient déjà la moelle et les myotomes. Il importe de connaître quelle est leur valeur fonctionnelle. PATON (1907, p. 573) est d'avis qu'ils sont susceptibles de transmettre aux muscles les impulsions nerveuses, et GRAHAM KERR (1919, p. 112) se fonde sur cette opinion pour supposer que le développement des neuro-fibrilles est le résultat du passage habituel et répété des impulsions dans ces rudiments de troncs nerveux. Les expériences que j'ai faites sur les Sélaciens et les Amphibiens ne me permettent pas de penser ainsi. Chez les premiers, le fait que la contraction rythmée des myotomes se produit en l'absence des centres nerveux, montre qu'aucune incitation ne provient de cette source. Chez les Amphibiens, j'ai montré qu'un embryon, arrivé au stade de croisement sous-branchial des extrémités (1914 c,) dont toute la surface cutanée est irritable et qui se contracte des premiers myotomes de la moitié postérieure du corps, ne manifeste plus, dans cette moitié postérieure, d'irritabilité tégumentaire, ni de réponse motrice réflexe, quand elle a été isolée, par une section, de la moitié antérieure (1918 b). La théorie des « ponts nerveux protoplasmiques » de HENSEN, même modifiée dans le sens de KERR, doit donc être abandonnée au point de vue fonctionnel.

Les auteurs qui m'ont précédé dans l'étude du mouvement chez les embryons de Sélaciens ont donné sur quelques phénomènes connexes et sur certains faits biologiques, dont j'ai fait état, des informations intéressantes à contrôler. Pour la partie anatomique, je renvoie le lecteur à la comparaison des embryons avec les types classiques, à propos desquels les opinions divergentes ont été exposées. Je rappelle que BALFOUR (1876) a, le premier, attiré l'attention sur le caractère embryonnaire spécial et le rôle respiratoire des premiers mouvements. (Voir Introduction.)

J'envisagerai d'abord la question de l'apparition des mouvements locomoteur et cardiaque et je critiquerai ensuite le travail de PATON (1907), où les mouvements des embryons de Sélaciens ont été décrits.

BALFOUR signale seulement au stade I les premiers mouvements spontanés, dont nous avons remarqué l'apparition dès la fin du stade G.

D'après lui, ils « consistent en quelques excursions rapides de l'embryon d'un côté à l'autre, produites par un mouvement serpentiforme du corps » (p. 291). Cette description ne peut s'adresser qu'à un mouvement déjà bien développé; car les premiers déplacements ne présentent pas d'ondulation. Cependant l'auteur signale plus loin (p. 322), au stade H, la présence de muscles longitudinaux striés des protovertèbres qui « presque en même temps deviennent fonctionnels ».

VAN WYHE (1889, p. 490) note les premiers battements du cœur sur l'embryon de *Pristiurus* dont j'ai parlé, à propos de la durée du stade I; ils surviennent quand la longueur atteint presque 4 mm.; la tête bouge ensuite, le lendemain, quand la longueur dépasse 4 mm., et la queue remue 2 jours après, alors que l'embryon a environ 4 mm. 5. Pour cet auteur, la contraction cardiaque précède la contraction myotomique; j'ai constaté, au contraire, chez *Scylliorhinus*, qu'elle est beaucoup plus tardive.

PATON (1907) se borne aussi, dans le classement des embryons qu'il décrit, à des mesures de longueur, c'est-à-dire à des approximations; il voit (p. 537) le mouvement locomoteur apparaître occasionnellement chez *Pristiurus* quand il atteint 3 mm. 5, et se présenter d'une façon régulière, avec des caractères définis à 4 mm.; il ne semble pas avoir observé le tout premier début, car il signale, à l'apparition du mouvement, un déplacement caudal. Pour le cœur, il indique (p. 539) qu'à 4 mm., les battements sont si bien développés qu'ils peuvent être aisément reconnus, mais il ajoute plus loin (p. 543), qu'il n'a noté que deux ou trois fois, à 4 mm., une activité cardiaque indubitable; de plus, il ne commence à compter le nombre des battements, dans son tableau de la page 544, qu'à partir de 5 mm.

D'après mes résultats, les premiers mouvements du corps se présentent à la fin du stade G; l'embryon de *Scylliorhinus canicula* possède alors 3 mm., 3 à 3 mm,5; mais ces indications de longueur sont tout à fait secondaires en face des véritables caractères anatomiques que j'ai décrits, les seuls capables de fixer l'étape du développement.

La mobilité du cœur est plus tardive que ne le disent les auteurs précédents; il bat, au plus tôt, dans la seconde moitié du stade I (Voir § C, p. 414), c'est-à-dire 3 jours environ, après l'apparition du mouvement locomoteur, à 17° C; déjà l'organe contourné en S, montre les cavités auriculaire et ventriculaire; le sinus commence à se différencier de l'oreillette, mais le bulbe n'est pas encore distinct du ventricule. A ce

moment, l'embryon a près de 5 mm. ; ce renseignement de la longueur n'est donné que pour permettre une comparaison avec les indications semblables des auteurs précédents.

PATON, pour examiner les caractères du mouvement locomoteur, après un vain essai d'observation à travers l'enveloppe opaque, a sorti les œufs de la coque, et les a plongés dans une solution de NaCl normale ou de NaCl à 3 1/2 p. 100. J'ai, au contraire, observé les embryons dans leur enveloppe, grâce au *procédé de l'exfoliation superficielle* qui permet de conserver en vie les embryons examinés. Comme milieu d'examen direct et d'expérience, j'ai pris l'eau de mer, jugeant que, malgré sa nocivité, elle était plus rapprochée encore de la composition du milieu cvulaire que la solution de NaCl. J'aurais pu me servir d'une solution mixte de NaCl et d'urée, chacun de ces sels en proportion de 2 p. 100, ainsi que le recommande BAGLIONI pour l'étude du cœur des Sélaciens adultes (1907), ou encore du liquide de FÜHNER (1908) dont la formule est plus complexe ; j'ai préféré, dans cette première étude, me servir simplement du milieu ambiant extra-ovulaire, où les mouvements ne présentent, pendant quelques heures, aucune modification appréciable de leurs caractéristiques.

Au point de vue physiologique, les renseignements recueillis par PATON sont superficiels et ses conclusions erronées. L'auteur confond les modes musculaire et nerveux. « Several of these movements, more or less rhythmic in character, occur at intervals of one or two seconds, and are followed by a pause of several seconds, and then the cycle begins again » (p. 538). *La pause de quelques secondes est caractéristique du type nerveux du mouvement, c'est un arrêt* ; la qualification de « plus ou moins rythmique » ne peut s'adresser qu'à la relation variable entre les mouvements bilatéraux et ne concerne pas la révolution toujours régulière d'une même contraction latérale. L'auteur prend soin de souligner qu'il n'a aperçu aucune différence fondamentale entre les excursions individuelles du corps aux stades primitif et avancé du mouvement : « The differences are merely those of degree, but not of kind » (p. 538).

PATON considère le conflit des deux mouvements latéraux comme la manifestation d'un *mouvement préagonique*, spasmodique (p. 539) ; cependant il ajoute que ces mouvements spasmodiques ne diminuent pas d'intensité avant la mort, et que le moment exact où ils commencent varie chez les divers embryons. Nous savons, au contraire, que la

phase de conjonction se produit *en pleine activité*, et représente une des combinaisons normales et régulières du cycle des mouvements.

Au point de vue de l'aspect actuel de la flexion, PATON signale que le pivot du déplacement est au point d'attache de l'embryon à l'œuf ; mais l'attache est très large ; peut être n'entend-il parler que du bord antérieur du pédicule ? Celui-ci, par sa fixité, force en effet le corps à se couder dans la contraction ; il ne le fait cependant pas tout au début des mouvements, ainsi que je l'ai montré chez les embryons d'hiver N^{os} 10, 11 et 12. (Stade G.)

Le degré de la température n'est pas indiqué par PATON pour l'observation du mouvement locomoteur et il n'est pas donné davantage pour la numération des battements du cœur ; les résultats énoncés manquent donc de la garantie qui pourrait leur accorder quelque valeur.

Les observations de PIGHINI (1906), sur les premiers mouvements des Sélaciens, sont assez déconcertantes ; voici ses résultats, basés sur l'étude de *Pristiurus*, *Scyllium*, *Mustelus*, *Torpedo* : la coque est transparente ; aucun mouvement n'existe avant les stades M, N, sauf des ondulations rythmiques, synchrones aux pulsations cardiaques et dues à l'onde du sang ; le mouvement est un signe de l'activité nerveuse, qui se manifeste à une époque très précoce du développement, c'est-à-dire lorsque l'animal n'a atteint qu'une longueur de 20 à 30 mm. Ces affirmations ne méritent pas de nous arrêter.

CHAPITRE VI

Comparaison avec le cœur embryonnaire

On connaît un grand nombre de contractions rythmées ; les unes ont été observées sur le vivant, sans intervention expérimentale, les autres ont été provoquées par des excitants chimiques. Une question préjudicielle se pose pour les premières, celle de savoir si elles sont aneurales. Il est, en effet, nécessaire de résoudre ce problème avant de faire état de leurs caractères et de les comparer aux contractions aneurales des Sélaciens dans le but d'établir le « type musculaire » du mouvement. Ainsi, les déplacements onduleux de l'amnios, dans l'œuf des Oiseaux, sont provoqués par des contractions lentes de fibres musculaires développées dans la couche du mésoderme somatique ; mais ces fibres se

contractent-elles sans le secours du système nerveux? C'est un point qui doit être élucidé avant de tenter un rapprochement.

Les contractions artificiellement provoquées par des excitations chimiques sont d'un grand intérêt, mais ne rentrent pas dans le cadre de cette étude. Cependant, il me semble utile de répondre, par avance, à une objection touchant la réapparition des contractions rythmées après l'ablation des centres nerveux. Le milieu qui sert à l'opération et dans lequel les contractions rythmées réapparaissent est l'eau de mer ; il est donc différent du milieu ovulaire normal ; dès lors, ne doit-on pas attribuer à une excitation artificielle la reprise du mouvement ? Divers faits s'opposent à cette interprétation. La pénétration de l'eau de mer à l'intérieur du corps par une blessure, loin de provoquer des contractions, a, comme nous l'avons vu, pour effet de les faire cesser et ce n'est qu'au bout d'un long intervalle de temps, qui dure souvent plusieurs heures, que le mouvement recommence (voir stade I : Irritabilité). En second lieu, l'ablation des centres dans l'eau de mer, au stade O de BALFOUR, n'est plus suivie de la reprise de la contraction. Enfin, pendant les stades K, L, M, N, cette reprise ne s'opère pas sur toute la longueur des bandes myotomiques ; elle se limite aux myotomes des deux tiers antérieurs du tronc ; les myotomes du tiers postérieur du tronc se contractent, par suite de l'excitation propagée, reçue des myotomes antérieurs, mais ils sont incapables d'initiative propre après leur isolement. Le comportement différent, vis-à-vis du même milieu, des myotomes actifs, suivant la place qu'ils occupent, suivant l'âge de l'embryon et, d'autre part, l'influence manifestement nocive de ce milieu sur l'activité du muscle, démontrent avec netteté que l'eau de mer ne peut être considérée comme la cause de la reprise des contractions après les opérations d'ablation nerveuse. Du reste, les caractères du fonctionnement myotomique sont absolument semblables dans l'eau de mer et dans le milieu ovulaire de la coque. Dans ces conditions, on doit attribuer à la qualité même de la substance musculaire les manifestations rythmiques de la contraction.

L'étude parallèle de la contraction myotomique aneurale des Sélaciens et de la contraction cardiaque embryonnaire s'impose parce qu'elles sont, toutes deux, des exemples de fonctionnement musculaire indépendant. Chez l'adulte, l'indépendance de la contraction myotomique, vis-à-vis du système nerveux, disparaît et la fonction du cœur, bien que toujours rythmée, présente une dépendance nerveuse sur le degré de laquelle les physiologistes sont loin de s'accorder et que nous n'entreprendrons

pas de discuter ici. Nous n'exposerons pas tous les éléments de comparaison qui peuvent rapprocher les deux automatismes musculaires embryonnaires; notre étude actuelle reste limitée aux faits d'observation.

Les savants sont d'accord pour considérer les premiers battements du cœur, chez les divers animaux, comme de nature exclusivement musculaire. Même chez *Limulus*, où le myocarde adulte n'est pas automatique (CARLSON et MEEK, 1908), le cœur présente un battement rythmé à une époque où nos méthodes histologiques ne permettent d'y déceler aucune fibre ni aucune cellule nerveuses. Les neurogénistes, comme DE CYON (1899, p. 139), disent que si le cœur n'est pas innervé à cette époque, il n'est pas non plus musculairement différencié, parce que on n'y rencontre pas tout au début des contractions, de fibrilles striées; mais celles-ci se forment pendant la première phase anorale de la motilité, et il n'est pas légitime de refuser à la fibre striée la propriété de se contracter isolément.

Nous prendrons, comme type du cœur embryonnaire, celui du poulet, qui a été le plus étudié. FANO et BOTTAZZI (1899) ont fait une revue des principaux traits de son fonctionnement.

Chez le poulet (CHIARUGI, 1887), la striation transversale commence dans la première moitié du troisième jour, 24 heures après la première contraction, tandis que les cellules ganglionnaires ne font leur apparition qu'au 6^e jour, par migration du sympathique (HIS JUN., 1891). Pour SCHOCKAERT (1909) les premières ébauches des myofibrilles s'aperçoivent déjà chez l'embryon de 2 jours, mais ne sont bien visibles que chez l'embryon de 3 jours.

Dans les myotomes des Sélaciens, les fibres musculaires sont constituées avant que l'on puisse déceler la moindre trace de fibrilles nerveuses au sein de la substance musculaire. BALFOUR (1876) a vu que la naissance de la striation était contemporaine des premiers mouvements; PATON (1907, p. 550) a constaté la présence des myofibrilles au niveau des connexions intermyotomiques, dès l'apparition de la motilité. A ce moment, l'embryon de *Scylliorhinus canicula* a 3 mm. 5 environ pour PATON et c'est plus tard, dans des embryons de 5 à 6 mm., qu'il a réussi à imprégner, entre la moelle et les myotomes, des neurofibrilles.

A quelle époque peut-on considérer le système nerveux comme fonctionnel dans le cœur du poulet?

C'est à la 150^e heure, au plus tôt, que PICKERING (1896), par des stimulations électriques, obtint un arrêt des battements, au lieu d'une

augmentation de la force des contractions. De même, le nitrate de muscarine de 50 à 140 heures, n'a pas d'action, mais il déprime et arrête en diastole des cœurs de 9 à 10 jours; la dose de muscarine nécessaire pour produire l'arrêt diminue avec l'âge de l'embryon. Donc, sans contestation, jusqu'au 7^e jour, le cœur du poulet garde un mécanisme purement musculaire. Plus tard, à partir du moment où les cellules nerveuses font leur apparition, la question se pose de savoir si elles sont ou non fonctionnelles. BOTTAZZI (1897), admet que l'autonomie musculaire cardiaque persiste jusqu'à l'éclosion, pour cette raison que, pendant toute la vie embryonnaire, le cœur ne ressent pas l'effet inhibiteur du vague. La muscarine et l'atropine n'agissent pour cet auteur, du 11^e au 20^e jour d'incubation, que sur la fibre musculaire; cependant ces substances peuvent influencer les cœurs embryonnaires de Mammifères dès les premières périodes de leur développement (PICKERING, 1896); mais les fibres musculaires du poulet, contrairement à celles des Mammifères, devraient atteindre un certain degré de différenciation pour être irritables par ces poisons.

Le rythme du cœur serait irrégulier, au début des battements, pour PREYER (1883), et même des régions ventriculaires éloignées se contracteraient simultanément; mais ce phénomène n'a pas été observé par FANO (1885), et HIS (1891) considère le rythme des premiers mouvements comme régulier. Celui de la contraction myotomique aneurale présente une périodicité parfaite, *en milieu stable*, dès son apparition.

PREYER dit que les contractions ne sont pas plus fréquentes pendant les premiers jours que par la suite et que, entre le 4^e et le 11^e jour, il n'existe pas de différence notable. Ces indications sont conformes au résultat noté chez les Sélaciens, que la croissance intervient peu dans le nombre des renouvellements. C'est en effet la qualité du muscle, et non pas la quantité de substance musculaire fonctionnelle, qui détermine le cycle des réactions et commande le retour du mouvement. La croissance augmente seulement la durée de la propagation, l'amplitude et la force du déplacement. Ces différentes constations nous mènent à conclure que, dans un milieu constant et à une époque donnée, le rythme du cœur du poulet et celui des myotomes des Sélaciens présentent une régularité parfaite, et une vitesse qui est fonction du degré de la température.

La forme de la contraction cardiaque reste toujours la même et l'amplitude de chaque mouvement est toujours égale, à une époque

donnée. D'après FANO et BADANO (1889) la contraction est une onde péristaltique qui chemine de la région veineuse à la région artérielle ; l'automatisme irait en diminuant graduellement dans le même sens, tandis que l'excitabilité, minima à l'extrémité veineuse, irait en augmentant graduellement vers l'extrémité artérielle. Sur chacune des bandes musculaires myotomiques des Sélaciens, l'onde se propage de même à partir du « myotome initiateur », mais celui-ci n'est pas constamment situé à l'extrémité antérieure de la bande ; *il recule avec l'âge*, et dans la seconde moitié du stade I, il se trouve placé au niveau du 10^e myotome ; *la propagation se fait donc, à partir de lui, en deux sens différents*, vers l'avant et vers l'arrière. (Voir : Le mouvement actuel, aux stades H et I.)

Pour FANO et BADANO (1889) l'onde de contraction arrive, à l'extrémité artérielle, plus vite par la petite courbure du cœur que par la grande ; ceci prouve que la vitesse de transmission est la même des deux côtés, car le bord concave est moins long que le bord convexe ; l'auteur trouve dans cette observation un argument contre l'idée d'une transmission nerveuse. Chez *Scylliorhinus*, dans chaque bande latérale rectiligne, la propagation de l'onde est uniforme, la preuve en est dans le cabrement de la conjonction complète, qui s'effectue dans le sens vertical.

Les recherches de FANO ont montré qu'il existe, entre le second et le 3^e jour, une différenciation fonctionnelle des divers segments du cœur, déterminant la polarisation du tube cardiaque et la direction constante de l'onde contractile. Chez *Scylliorhinus* existe aussi, si l'on veut, « une polarisation » ; mais n'est-il pas plus simple de dire que les myotomes parviennent l'un après l'autre à la contractilité, d'avant en arrière, suivant l'ordre de leur développement ? Le recul du point de départ de la contraction prouve seulement qu'avec les progrès de la différenciation, *la qualité d'initiative indépendante, acquise par un myotome, après être parvenue à un maximum, subit une décroissance ; le myotome « initiateur » est celui qui possède cette qualité au plus haut degré, à un moment donné de la croissance.*

Les conditions d'activité du cœur et des myotomes sont différentes ; le premier est libre dans le péricarde, fixé seulement à ses extrémités veineuse et artérielle ; les seconds sont rattachés en dedans à la chorde, qu'ils sont chargés de fléchir. L'un est tubulaire et contourné ; les autres sont des organes pleins et longitudinaux. Les caractères généraux de la contraction les rapprochent, mais l'effet de celle-ci est différent.

Il est intéressant de noter que PICKERING (1893) a observé un *tonus*

normal du cœur embryonnaire, indépendant de toute action nerveuse et modifié par l'action des poisons. CARLSON (1908 c) d'autre part, sur les courbes de contraction du cœur d'un *Limulus* adulte, (fig. 1) séparé de son système nerveux, mais rendu automatique par une solution de NaCl isotonique, a observé deux rythmes, un « *tonus rhythm* » et un « *fundamental rhythm* » d'origine purement musculaire; le myocarde normal, non automatique ne possède pas de tonus. lorsqu'il est séparé du ganglion nerveux. Les myotomes actifs de *Scylliorhinus* sont aussi doués de tonus; la preuve en sera donnée au stade K; en effet, ceux qui naissent à l'activité sur la crosse caudale, redressent peu à peu cette crosse dans la continuité du tronc et, sur la queue qui grandit, le lieu où commence la courbure passive vers le vitellus, marque toujours la limite entre les myotomes actifs et les myotomes inertes.

L'irritabilité du cœur est, dans ses grandes lignes, identique à celle des myotomes. D'après PICKERING (1893), le muscle cardiaque embryonnaire réagit spécialement bien aux excitations thermiques, mais il est excitable aussi par toutes les autres classes de stimulants : mécaniques, chimiques, électriques. Cependant une remarque s'impose : il faut tenir compte, dans la comparaison, de la constitution spécifique des embryons et des conditions habituelles de développement. Un animal à sang chaud ne peut avoir les mêmes réactions qu'un animal à sang froid ; et parmi les groupes de cette dernière catégorie, les espèces eurythermes ne peuvent se comporter comme les sténothermes, devant le facteur température.

Le cœur embryonnaire du poulet, s'il est maintenu dans les conditions voulues, bat avec un rythme constant pour chaque individu : pour chaque cœur, existe une certaine température, à laquelle sa fonction rythmique est développée au plus haut degré ; les températures, supérieures et inférieures à ce point, dépriment le rythme cardiaque ; toutefois de petites variations, pendant de longues périodes de temps, n'influent pas sur le rythme (PICKERING).

Pour POLIMANTI (1911), un cœur à développement complet (tortue) pourvu de tous ses mécanismes nerveux et un cœur embryonnaire (*Gobius*) qui en est dépourvu (d'après TSCHERMAK, 1909), ont les mêmes réactions vis-à-vis du facteur température ; il en conclut que les résultats sont indépendants du système nerveux, car ce ne peut être que la fibre-cellule musculaire qui réagisse ainsi, même dans le cœur à développement complet. L'auteur ajoute que « LOEB, se basant sur les recherches de SNYDER (1907) et de ROBERSTON sur le coefficient de la température

des pulsations cardiaques, soutient l'origine chimique des contractions du cœur» (p. 808).

Le nombre des contractions cardiaques, par minute, est variable suivant les auteurs, probablement parce qu'ils n'ont pas observé dans les mêmes conditions de température.

Les expériences précédemment citées de LOEB et EWALD (1913) sur *Fundulus*, démontrent que jusqu'à l'éclosion, c'est-à-dire pendant huit jours, le cœur de chaque embryon bat toujours le même nombre de pulsations entre 30° et 50°. Je n'ai pas compté, à chaque degré de température, le nombre de mouvements de *Scylliorhinus canicula*, mais toutes les observations prouvent l'influence prédominante de la chaleur sur le nombre des battements dans la phase régulière du rythme, c'est-à-dire entre 8° et 20°. Les myotomes de *Scylliorhinus*, poisson sténotherme, sont beaucoup plus excitables par les changements de température que le cœur de *Fundulus*, eurytherme ; de plus, tous les embryons ne donnent pas strictement les mêmes réactions. Il faut tenir compte, dans l'analyse du problème, de la *notion importante des antécédents* ; un embryon soumis déjà à une température élevée (21°-23°) ou même ayant subi longtemps l'excitation d'une température de 19-20° présente ensuite une phase de dépression, de fatigue, dont la durée varie suivant celle de la période d'affolement ou de précipitation précédente. La réversibilité des réactions n'est acquise de nouveau qu'après la réparation des désordres. Les myotomes sont, comme le cœur de *Fundulus*, un « thermomètre vivant », mais seulement dans les limites étroites des variations de température que l'on peut considérer comme normales (entre 12° et 16° par exemple, en Méditerranée) ; après des variations plus étendues, la réversibilité peut encore exister, mais n'est pas immédiate.

Dans l'exploration directe de l'embryon, les *excitations mécaniques*, portées sur le cœur et les myotomes déterminent une augmentation d'activité ; cependant l'accélération est plus vive pour les myotomes, du moins si l'on en juge par les constatations de PREYER et SONNENKALB sur le cœur du poulet où, seul, un accroissement de 10 battements par minute a été noté. FANO (1885) a montré que l'excitabilité diminue sur un cœur qui fonctionne activement. Il est plus difficile, par des stimulants mécaniques, de troubler un mouvement myotomique à 19° qu'à 12° ou 14°. Mais l'exploration de l'irritabilité, faite au stade I, montre qu'en général les bandes myotomiques semblent plus irritables que le tube cardiaque par les agents mécaniques.

PICKERING (1893) observe que le myoplasme cardiaque peut conduire les excitations mécaniques de l'extrémité ventriculaire à l'extrémité auriculaire, c'est-à-dire *en sens inverse des battements*. C'est aussi ce que j'ai constaté pour la bande myotomique et j'ai pu m'assurer, de plus, que cette conduction ne s'accompagne pas d'onde propagée; *la conductivité de l'excitation est distincte de la propriété de propager la contraction*.

Les recherches de PREYER (1885) sur le cœur embryonnaire ont fait voir que, par un courant induit puissant, on obtient l'*arrêt du cœur en systole* et que le tétanos produit dure quelques secondes encore après que l'excitation a cessé. La piqûre profonde, la déchirure des fibres des myotomes actifs détermine, chez les Sélaciens, une *contraction tonique localisée*, longtemps maintenue; mais pendant ce temps *le reste de la bande musculaire excitée précipite ses mouvements cloniques*. Néanmoins, quand la contraction tonique intéresse la partie de la chaîne myotomique qui possède l'initiative, de la contraction rythmée, celle-ci cesse et ne reprend qu'à la détente de la contracture.

J'ai dit, au début de ce chapitre, que le cœur embryonnaire, subissant l'excitation d'un courant interrompu, ne pouvait être inhibé avant la 150^e heure (PICKERING), et que, jusqu'à l'éclosion, les phénomènes d'inhibition cardiaque étaient rapportés par BOTTAZZI à l'action du courant sur les fibres musculaires elles-mêmes. Je n'ai *jamais obtenu, de mon côté, par des excitations mécaniques* (piqûres profondes, choc de la tête), *d'inhibition en période de contraction rythmée aneurale*; je la provoque, au contraire, par les mêmes stimulants, en période de liaison neuro-musculaire, au stade K. Cette constatation ne nous entraîne pas à penser que tout muscle doué d'initiative est, en raison même de cette propriété, incapable d'inhibition; car les fonctions automatiques peuvent différer et il semble bien prouvé que les cœurs embryonnaires de Mammifères sont susceptibles d'arrêt à une époque précoce de la période aneurale. Cependant, nous avons vu que l'excitation violente des myotomes initiateurs déterminait leur contracture et arrêtaient ainsi la répétition du mouvement clonique; on peut se demander si l'inhibition cardiaque embryonnaire n'a pas été confondue avec l'effet d'une contracture de la région d'initiative. D'autre part, les expériences d'automatisme chimique prouvent qu'il suffit d'une modification de milieu pour changer profondément les qualités du protoplasme; ainsi l'inhibition, pour une cause mécanique, des séries de palettes vibratiles des Cténophores

dépend de la présence, dans l'eau de mer, de sels de calcium (LILLIE, 1908).

Parmi les excitants chimiques, nous avons constaté occasionnellement l'effet d'un milieu carboné; il déprime le mouvement myotomique, de même que celui du cœur. PICKERING note qu'un excès de CO_2 diminue le tonus du cœur et par suite la tendance de celui-ci à être arrêté par un acte inhibitoire.

Les phénomènes d'arrêt du mouvement, qui surviennent, chez *Scylliorhinus* quelques minutes après les blessures faites à l'embryon (voir stade I), doivent être rapportées à la pénétration d'eau de mer dans les tissus; ils montrent la stricte nécessité de certaines conditions chimiques du milieu intérieur pour la continuation des contractions rythmées. La reprise des mouvements, quelques heures après de larges opérations, est l'indice d'une restauration du milieu, devenu de nouveau propice aux processus cycliques de l'activité musculaire. Par quel mécanisme l'eau de mer arrête-t-elle le mouvement? Nous pouvons émettre une hypothèse: il est possible que ce soit la grande quantité de calcium, mise en présence du muscle, qui l'inhibe (LOEB, 1899, LILLIE, 1908).

Il semble se produire un balancement entre les époques d'apparition, pour chaque espèce, des mouvements du cœur et des mouvements du corps. Chez le poulet, dont le cœur bat très tôt, les mouvements du corps sont lents à apparaître; les mouvements du corps sont, au contraire, très précoces chez les Sélaciens et compensent peut-être en partie le retard des pulsations cardiaques.

Un point fort intéressant du fonctionnement cardiaque primitif, chez *Scylliorhinus*, est que l'onde, qui part de l'extrémité sinusienne, ne se transmet pas d'emblée jusqu'au bout du tube cardiaque; elle n'intéresse d'abord que l'oreillette, puis se propage au ventricule et n'envahit que progressivement le bulbe. Il se produit donc, comme pour les myotomes, une accession progressive des différentes régions du tube cardiaque à la contractilité dans le sens où s'effectuent les progrès de la différenciation du tissu musculaire.

L'apparition de la motilité se fait dans le tube cardiaque d'arrière en avant, tandis qu'elle a lieu en sens inverse dans les muscles du corps.

CHAPITRE VII

La valeur comparée et le déterminisme des deux caractères principaux d'une contraction rythmée aneurale, observée sur le vivant.

Les observations recueillies, tant sur le cœur des différents animaux que sur les chaînes myotomiques des Sélaciens, mettent en relief deux caractères du mouvement qui, en dehors de toute intervention expérimentale, peuvent servir de base et de contrôle à la découverte, dans la nature, de fonctionnements semblables. Je prendrai comme type de description générale la contraction myotomique, dont les signes extérieurs sont particulièrement nets et j'examinerai ses manifestations, comme si elles ne se produisaient que d'un seul côté, sans tenir compte des faits particuliers qui résultent du double fonctionnement musculaire latéral.

Les deux caractères principaux d'une contraction aneurale sont le renouvellement rythmé et l'allure invariable du mouvement.

1° *Le renouvellement rythmé* doit-être considéré comme la propriété fondamentale d'un fonctionnement aneural. Le mouvement produit par ce fonctionnement se rapporte, en effet, à deux phases successives de la contraction des chaînes myotomiques : a) la *contraction initiale* ; b) la *propagation de l'onde* à toute l'étendue du muscle actif. La contraction initiale est le phénomène principal ; elle détermine l'onde propagée, par l'effet de son excitation. La contraction ne naît jamais en bloc dans toute l'étendue du muscle, mais en un seul point et de là se propage dans toutes les directions. Ce fait ne signifie pas que le pouvoir d'initiative se limite à une seule région, mais que, parmi les territoires actifs, l'un d'eux a une révolution plus courte, se contracte plus vite et détermine l'excitation des autres. D'après LOEB (1899) « la coordination des mouvements automatiques a pour cause le fait que l'élément dont la période est la plus rapide force les autres à adopter son propre rythme ». La section expérimentale d'une chaîne myotomique en plusieurs tronçons dévoile que plusieurs de ces tronçons sont capables de battre chacun pour son propre compte (1918 c).

Le tube cardiaque présente une polarité remarquablement constante ; la contraction part toujours de l'extrémité sinusienne. Les bandes myotomiques des Sélaciens présentent au contraire un déplacement du terri-

toire où naît la contraction. Le myotome « initiateur » n'a pas toujours le même rang ; le point de départ du mouvement, placé d'abord derrière l'oreille à la partie antérieure de la rampe occipitale, se trouve être au niveau du 10^e myotome environ, à la fin du stade I ; il recule donc avec l'âge ; il se déplace dans le sens cranio-caudal, celui où naissent à l'activité les myotomes et où s'opèrent les progrès de leur différenciation. Toute la longueur du muscle actif paraît capable d'initiative indépendante jusqu'au stade K de BALFOUR, mais il y a des degrés dans cet automatisme et l'observation de l'embryon normal, en nous montrant la migration progressive, en arrière, du point de départ du mouvement, prouve qu'il y a, pour chaque myotome, une évolution semblable des réactions qui aboutissent à la contraction. La vitesse des processus croît, avec le développement de chaque segment, jusqu'à un maximum, à partir duquel elle diminue ; c'est au moment où ce maximum est atteint dans un myotome qu'il possède l'initiative du mouvement.

Le rythme est, en milieu constant, d'une parfaite régularité. On ne peut mieux le comparer qu'à un rythme musical, dont la mesure, lente ou rapide, aurait une durée invariable tout le long du même morceau ; les temps qui composent la mesure se succèdent plus ou moins vite à la volonté de l'exécutant, mais l'allure d'exécution, une fois établie, est continuée. De même, suivant le degré de la température, le battement des myotomes se reproduit plus ou moins tôt, mais pour le même degré il revient toujours en mesure, après le même intervalle de temps.

La reproduction d'un mouvement automatique ne comporte donc, dans des conditions constantes de milieu, ni retard, ni avancement. En conséquence, l'organe qui l'exécute *ne s'arrête jamais*. Il ne connaît pas la fatigue. Il puise les éléments de son activité à l'intérieur de l'organisme et il en traduit avec exactitude l'état général, par son fonctionnement ; cependant, dans la période ontogénétique, en l'absence d'une circulation suffisante et d'une barrière tégumentaire épaisse, il semble plus docile aux sollicitations du milieu externe qu'aux relations internes. Il se montre particulièrement sensible aux conditions qui influent sur les échanges, comme la quantité d'oxygène, la température ; il signale, en particulier, les moindres changements de cette dernière. J'ai longuement décrit, aux stades G, H, I, les réactions de *Scylliorhinus canicula* aux excitations thermiques, et montré la nécessité de tenir compte, dans l'appréciation des faits particuliers, des antécédents d'élevage de chaque embryon.

La permanence d'un rythme embryonnaire, dans des conditions de

milieu constantes et favorables au développement, ne signifie pas seulement qu'il s'effectue en fonction du milieu, elle prouve aussi son indépendance vis-à-vis de toute stimulation spéciale, venue des organes voisins.

Le renouvellement rythmé traduit expressément la qualité spéciale de la substance musculaire qui la rend capable de prendre l'initiative de la contraction.

2° Le deuxième caractère d'un mouvement automatique est son *allure invariable*. Elle n'est invariable que pour une *époque donnée* de l'ontogenèse et dans un *milieu constant*. Avant de montrer les circonstances qui la font évoluer, tentons d'élucider le mécanisme de cette amplitude toujours égale pendant une phase déterminée du développement normal.

Nous avons dit que chaque déplacement était l'effet de deux processus d'origine différente, la contraction initiale, phénomène vraiment fondamental de l'automatisme et l'onde propagée, manifestation secondaire qui dérive de l'excitation causée par la première. Nous ne connaissons pas dans la nature de mouvement exclusivement limité à la contraction initiale et cela tient peut-être à ce qu'aucun des muscles doués de la propriété de se contracter en dehors de l'action nerveuse, qui ont été étudiés jusqu'ici, n'est réduit au seul territoire d'initiative ; ils sont plus étendus et l'on peut dire, jusqu'à plus ample informé, que c'est le propre de tels muscles de montrer une vague de contraction. Cependant le début du fonctionnement des myotomes, au stade G, occupe un territoire tellement étroit et détermine un déplacement si léger (N°s 10 et 11, stade G) qu'on peut soupçonner la contraction initiale d'entrer seule en jeu, mais ce n'est là qu'une hypothèse, autorisée par la petitesse du mouvement et par la considération qu'une propagation de la contraction n'ajouterait rien à l'initiative des premiers myotomes fonctionnels. En tout cas, très rapidement, à haute température, le cheminement de la contraction devient apparent (N°s 4 et 8, stade G) sur toute la longueur de la rampe occipitale.

Les deux processus se succèdent immédiatement, se combinent, et, dans un mouvement de quelque étendue, il est impossible de séparer nettement ce qui appartient à chacun d'eux. J'ai cependant montré, au stade I, que le point culminant de la courbe de flexion, situé au-dessus du pédicule, marque la place du myotome « initiateur » ; c'est en cet endroit que la première contraction se manifeste et c'est là aussi que se produit la première indication de la détente. Le maximum de flexion est atteint quand ce myotome est parvenu au maximum de sa contraction ; mais

la courbe maximale est encore produite par les contractions partielles des myotomes voisins qui, pendant la durée de la contraction initiale, ont été touchés par l'onde propagée.

Il importe de distinguer, dans la vague de contraction, « l'onde de propagation », qui marque le commencement de la contraction propagée, et « l'onde de flexion maximale », qui traduit l'arrivée successive des myotomes au maximum de contraction. Les segments les plus rapprochés du myotome initiateur et qui sont touchés les premiers par l'onde de contraction arrivent aussi les premiers, après lui, au maximum de flexion, et successivement, vers l'arrière et vers l'avant, d'après la place du myotome initiateur et l'intervalle qui les en sépare, les myotomes actifs parviennent, dans l'ordre où ils ont été touchés par l'excitation, à leur plus haut degré de raccourcissement. Le fond de la courbure maximale se déplace donc en indiquant toujours la place du myotome le plus fléchi. Quant à l'onde de propagation qui marque le début de la contraction propagée, elle est très légère ; elle se voit d'autant moins facilement, pendant les stades de contraction rythmée aneurale, que la zone musculaire active est au-dessus du pédicule qui restreint ses déplacements ; à la fin seulement du stade I, on aperçoit (fig. XXXVII et XXXVIII) un déplacement actif du segment postérieur ; ce n'est donc, au temps de la contraction rythmée aneurale, que par l'observation du resserrement myotomique, sous le microscope, qu'elle peut être décelée ; elle devient beaucoup plus apparente au stade K, en raison de la laxité plus grande du pédicule et par suite de l'extension caudale du territoire fonctionnel ; elle se révèle alors par le cheminement d'une véritable courbe, séparant la région contractée de la région encore détendue.

L'onde de flexion maximale augmente d'amplitude avec les progrès du développement. Sa propagation est d'autant plus accusée vers l'avant que le myotome initiateur a un rang plus éloigné de la tête. Cette onde modifie beaucoup l'aspect de la flexion, comme le démontre la suite des événements : en effet la courbe initiale s'accuse jusqu'au maximum de contraction du myotome initiateur, pendant que les myotomes les plus rapprochés de celui-ci augmentent progressivement leur contraction ; mais quand ces derniers atteignent à leur tour le maximum de flexion, le fond de la courbure, formé du segment initiateur, se trouvant en état de détente, s'étale et s'élargit.

Tout mouvement propagé et ondulant peut attirer l'attention et conduire à la découverte d'un fonctionnement musculaire automatique, mais

il faut se garder de penser que toutes les propagations sont de cette nature. Certains muscles tubulaires, tels que l'œsophage, l'intestin, l'urètre présentent une onde de contraction qui suit les différents anneaux musculaires, mais il est actuellement prouvé que des ordres de contraction parviennent par des fibres nerveuses, au moment voulu, à chacune des parties qui se contractent. La stimulation est envoyée soit par le système cérébro-spinal (centre de la déglutition), soit par des plexus périphériques constitués dans l'épaisseur même de l'organe.

J'ai pu fournir (1920 a) un exemple nouveau de ce mode de propagation par relais nerveux successifs ; il nous intéresse particulièrement parce qu'il concerne les Sélaciens et qu'il succède à la propagation de la contraction rythmée aneurale. J'avais précédemment signalé (1914 a) que « si l'on coupe en trois ou quatre endroits la moelle d'un embryon de « *Scyllium canicula*, présentant un mouvement nerveux serpentiniforme « bien établi, celui-ci reprend après quelques minutes et les ondes contractiles se propagent encore de segment en segment jusqu'à l'arrière. » Pendant les mois qui ont précédé la guerre, j'ai continué d'expérimenter sur le même objet et j'ai constaté, aux stades M, N, O, P, de BALFOUR, que le nombre de métamères médullaires enlevés ou écrasés, sans que l'onde soit interrompue, pouvait aller jusqu'à 6. Ce chiffre correspond au nombre de myotomes touchés par la distribution périphérique d'un seul nerf, comme le démontrent les résultats de BRAUS (1911) obtenus au moyen de l'électrisation des nerfs moteurs, et les recherches de MÜLLER (1913) sur le développement des plexus nerveux, chez *Acanthias*. Ainsi la conduction, dans la moelle des Sélaciens, ne dépend pas d'un faisceau pyramidal d'origine encéphalique (1914 a, 1920 a) et la propagation du mouvement ondulant peut continuer, même après l'ablation d'un ruban de moelle correspondant à 6 myotomes. La transmission de l'onde, malgré des interruptions médullaires multiples, résulte d'une succession de réflexes locaux ; la contraction des premiers myotomes d'un segment, touché par les nerfs moteurs du segment précédent, fournit l'excitation, point de départ du réflexe ; cette excitation est recueillie par les prolongements périphériques des cellules géantes dorsales de ROHON-BEARD, dont l'axône funiculaire descendant se rend aux cellules motrices du même côté, à une distance qui ne dépasse pas 15 myotomes (1920 b).

Le mode onduloire du mouvement n'est donc pas l'apanage exclusif du muscle qui se contracte *de proprio motu* ; cependant il ne fait jamais

défaut dans la contraction rythmée aneurale, et l'on peut dire que la propriété automatique acquise par un muscle, s'accompagne toujours, de la propriété de conduire l'excitation qui suscite la vague de contraction. La proposition inverse n'est pas exacte, car un muscle doué de la propriété de conduction peut ne pas fonctionner automatiquement. La preuve de cette assertion, trouvée chez *Scylliorhinus canicula*, sera développée dans un autre mémoire, traitant des interventions expérimentales, mais je puis la résumer de la façon suivante : l'automaticité ne se développe pas dans les myotomes du quart postérieur du tronc qui sont fonctionnels pendant le stade K, et néanmoins, la propagation de l'onde, venue de l'avant, a lieu dans cette région, après l'ablation du ruban médullaire.

La conduction d'une excitation à travers un muscle qui fonctionne en dehors des nerfs, diffère de la propagation de l'onde ; nous avons en effet, au stade I, chez Scylliorhinus canicula, déterminé, par une piqûre des myotomes actifs les plus postérieurs, une précipitation du mouvement ; mais le point de départ de celui-ci reste antérieur et nous n'avons jamais aperçu, aux plus forts grossissements, d'onde propagée montant vers la tête. Voici les circonstances de l'expérience : la piqûre est au 20^e myotome, c'est-à-dire au-dessus du bord pédiculaire postérieur, pourtant la contraction automatique normale commence toujours à la même place, au 10^e myotome. Non seulement au début de l'accélération, mais pendant tout son cours, il est impossible de surprendre une vague de contraction allant en sens inverse et c'est toujours le même myotome, le 10^e, celui qui possède régulièrement l'initiative, qui donne le départ de la contraction. Nous devons donc penser que l'excitation provoquée par la contraction initiale est conduite, dans le muscle, indépendamment de toute action mécanique, telle qu'elle pourrait résulter d'un tiraillement de chaque myotome par la contraction du myotome précédent. Le fait que le myotome « initiateur » répond le premier, montre à la fois qu'il est le plus irritable et que l'excitation est conduite beaucoup plus vite que ne se produit la vague de contraction.

La conduction de l'excitation, d'après MORAT et DOYON (1900), se produit dans les épithéliums vibratiles d'une manière semblable, indépendamment de toute action mécanique provoquée par le battement ciliaire. Du reste, on sait que, dans un muscle curarisé, une onde électrique négative naît sans aucun retard au point d'une excitation mécanique et au moment précis de l'excitation. « Elle se produit donc avant

la contraction, pendant la période d'excitation latente ; sa durée est d'environ 0,0004 de seconde¹. »

Le tissu contractile des Eponges ne possède pour PARKER (1910, 1918) aucune trace de nerfs et montre la faculté de conduire une excitation à des distances éloignées ; mais la transmission « y est si lente et d'un ordre si faible qu'elle ressemble à la transmission dans les muscles et non dans les nerfs » (p. 39, 1910). Peut-être l'auteur n'entend-il parler que de l'onde musculaire de propagation et non de la conduction de l'excitation ?

La conduction de l'excitation se fait probablement dans tous les sens ; nous voyons, en effet, chez les Sélaciens, quand le lieu de la contraction initiale s'est suffisamment éloigné de la tête, la propagation de l'onde s'effectuer à la fois dans deux directions, en avant et en arrière de son point de départ. Nous pouvons rapprocher de ce phénomène les faits enregistrés dans la conduction ectodermique des Amphibiens. Cette conduction aussi est diffuse. Une expérience simple le démontre (1920 g) : chez l'Axolotl, à l'époque où, la courbure de flexion détermine le croisement pré- ou sous-branchial des deux extrémités du corps (1914 c), la réponse à la piqure de la queue est hétéro-latérale, c'est-à-dire effectuée du côté opposé à l'excitation. Si on coupe transversalement l'ectoderme, de la crête dorsale à la ligne médio-ventrale, sur une moitié du corps, au niveau du tiers postérieur du tronc et qu'après cette opération, on pique de nouveau la queue du côté de l'incision, on constate que la réponse est changée ; elle est devenue homo-latérale. La voie directe qui conduisait l'excitation vers la partie antérieure de l'animal étant interrompue, l'excitation a passé de l'autre côté. Le mode de la réaction nerveuse reste hétérolatéral ; c'est le côté par où vient aux centres nerveux la stimulation qui a varié.

La propriété de conduction de l'excitation est intimement liée à celle de la propriété d'initiative rythmée ; elle est, de fait, associée avec elle, car on ne connaît pas de muscle automatique qui ne possède une conductivité autonome. Le myocarde embryonnaire de *Limulus* (CARLSON et MEECK, 1908) est à la fois conducteur et automatique, tandis que le myocarde adulte de ce Gigantostacé ne possède ni automatisme ni conductivité ; cependant, dans une solution de NaCl (CARLSON, 1908 b), il retrouve à la fois ces deux propriétés.

1. ARIËTS. *Éléments de Physiologie*, p. 631.

Quel est le substratum anatomique de la conduction ? Cette question ne peut être résolue que par des recherches histologiques. Au point de vue physiologique, la loi du « Tout ou rien », découverte sur le cœur par RANVIER, s'applique à toute cellule musculaire, aussi bien à celle du squelette qu'à la cellule cardiaque (KEITH LUCAS, 1909). La propagation de la contraction qui suit la conduction de l'excitation atteint, toute l'étendue du muscle actif. Mais peut-on se baser sur cette loi pour conclure *a priori* qu'une chaîne latérale de myotomes constitue une cellule unique, un tissu syncytial ? Il est prudent d'attendre la vérification des coupes pour se prononcer ; jusqu'à présent nos connaissances sur le mode de développement des protovertèbres ne sont pas favorables à l'existence d'une liaison protoplasmique entre les segments et se bornent à la constatation d'un syncytium des cellules myoblastiques qui composent chacun des segments particuliers. (GODLEWSKY et MARCEAU). Dans un autre domaine, celui des nerfs, le contact entre les neurones paraît suffisant pour permettre le passage de l'influx nerveux.

En tout cas, la structure syncytiale ne saurait être considérée comme la seule condition d'une conduction autonome ; car le myocarde adulte de *Limulus*, qui n'est ni conducteur ni automatique, est pourtant constitué d'un syncytium ; or, nous venons de le voir il devient à la fois conducteur et automatique dans une solution de NaCl. Ce fait expérimental prouve que la nature même de la constitution protoplasmique, la *qualité physico-chimique de la substance musculaire*, entre en jeu pour déterminer la conduction et que l'union anastomique des myoblastes, si elle existe, n'intervient qu'à titre de disposition morphologique capable d'en mieux assurer la réalisation.

Grâce à la conduction de l'excitation initiale et à la propagation consécutive de l'onde à toute la substance musculaire active, l'invariabilité du mouvement est acquise, à une époque donnée de l'ontogenèse, dans des conditions normales et constantes de milieu. C'est toujours le même déplacement qui se reproduit ; il a la même orientation ; l'onde propagée se manifeste de la même façon, l'amplitude des réactions est toujours égale, de sorte que le second caractère du mouvement rythmé aneural peut être comparé au premier pour sa régularité. *A ce point de vue, l'uniformité des déplacements dans l'espace équivaut à la durée égale des révolutions dans le temps.*

Mais la forme même du mouvement *varie avec la croissance* ; nous avons suivi à travers les stades G, H, I les progrès de la flexion laté-

rale et l'évolution de la torsion longitudinale. On peut dire, en général, que la valeur d'un déplacement dépend, d'une part, de la quantité de substance musculaire mise en jeu, de sa forme pleine ou tubulaire, ramassée ou étendue et, d'autre part, des résistances que le tissu contractile doit vaincre en se contractant. Le caractère de la contraction intervient aussi dans l'aspect que présente le mouvement. Celui-ci n'est jamais brusque, mais ondulant et dure d'autant plus que l'une des dimensions du muscle est plus étendue. Il importe en effet de distinguer dans une chaîne myotomique l'augmentation en épaisseur ou en hauteur et l'accroissement en longueur ; la première renforce l'organe *sur place* par addition de fibres nouvelles aux myotomes déjà fonctionnels et détermine une flexion locale plus forte ; le second résulte de la naissance à l'activité, d'avant en arrière, le long du corps, de régions auparavant inertes, qui se trouvent de plus en plus éloignées du myotome « initiateur » et prolongent ainsi la durée de l'ondulation sans augmenter la profondeur des courbes. Nous avons vu cette adjonction de territoires fonctionnels se présenter pour le cœur de *Scylliorhinus* comme pour les myotomes (stade I). Il importe, au surplus, de considérer, dans une vue générale, que le nombre des myotomes contractés, qui participent à une même ondulation, est d'autant plus élevé *que leur contraction est plus durable et que la vitesse de l'onde propagée est plus rapide* ; mais la mesure chronologique de ces phénomènes n'est pas du domaine de la simple observation.

Le rythme est *indépendant de l'étendue et de la puissance du mouvement* ; ainsi, l'âge de l'embryon chez *Fundulus* a peu d'influence sur la vitesse de renouvellement des contractions du cœur (LOEB et EWALD, 1913) ; chez *Scylliorhinus*, le rythme est le même à tous les stades, dans les mêmes conditions ; il ne semble ainsi dépendre que de la *qualité* de la substance musculaire et nullement de sa quantité ; en revanche, il varie beaucoup, suivant les conditions de milieu et en particulier suivant la température.

L'ampleur du mouvement est, au contraire, variable avec la quantité de muscle fonctionnel. Mais elle dépend aussi, à chaque phase du développement, des conditions de milieu, susceptibles d'accroître ou de diminuer l'activité du muscle ; c'est ainsi qu'au stade G, les embryons d'été exécutent des mouvements d'abduction céphalique plus amples que les embryons d'hiver. Cependant, dans certaines limites étroites de température favorable, entre 13° et 16° C., par exemple, l'observation n'indi-

que pas de changement appréciable dans l'étendue des mouvements ; les modifications d'ampleur sont, en tout cas, beaucoup moins apparentes que les variations rythmiques. A des températures élevées, vers 20°, dans un milieu constant, l'étendue des déplacements atteint son maximum, malgré la brièveté des révolutions ; mais, la précipitation des mouvements causée par une chaleur qui dépasse 20° C., ou consécutive à une excitation mécanique du muscle, s'accompagne toujours d'une diminution d'amplitude.

Conclusion

L'œuf de *Scylliorhinus canicula*, facile à élever dans les laboratoires, même éloignés de la mer, et rendu transparent par l'exfoliation superficielle de la coque (HIS), montre, *jour par jour*, les progrès de son développement anatomique et les manifestations successives du mouvement.

I. ANATOMIE.

L'examen, *in toto*, des embryons transparents des stades G, H, I de BALFOUR permet la reconnaissance et la mise en place des principaux traits découverts par le procédé des coupes. L'examen continu d'un même embryon vivant donne souvent la clef des transformations ontogénétiques, en indiquant comment elles s'opèrent. Les caractères de la face dorsale, les plus apparents sur l'embryon observé en place, et les changements de forme qui règlent les conditions mécaniques du mouvement, ont particulièrement retenu l'attention.

Stade G (Caractère principal : une poche branchiale.) L'embryon, arrivé au seuil du mouvement, à la fin du stade G, est sessile sur le vitellus ; la rampe cervico-occipitale descend sur le dos à mi-longueur du corps. La tête, convexe dorsalement, a un profil inférieur horizontal ; le prosencéphale est sa partie la plus saillante. Un simple bouton postérieur, dégagé du vitellus, termine le corps ; il montre, à sa face ventrale, un profond sillon qui conduit en avant, près du plancher vitellin, à un *orifice qui peut-être considéré comme le reste du blastopore*.

La face dorsale, au début du stade, ne montre aucune distinction entre les vésicules cérébrales ; mais le *neuromère du facial est déjà présent, flanqué latéralement des placodes acoustiques*, dont le bord dorsal se montre concave en dedans. A la fin du stade, quand commence le mouvement, la division de l'archencéphale en prosencéphale et mésencéphale

est ébauchée, mais le pli rhombo-mésencéphalique n'est pas formé. Les neuromères visibles du rhombencéphale sont alors au nombre de deux : celui du facial et, en avant de lui, le neuromère intermédiaire entre le facial et le trijumeau. Les placodes acoustiques glissent en arrière vers le neuromère du glosso-pharyngien, qui est en formation.

Stade H. (Caractère principal : deux poches branchiales.) La tête, plus relevée, montre maintenant une concavité ventrale ; la limite entre la tête et le tronc se trouve reportée en avant, à l'union du tiers antérieur et du tiers moyen du corps et coïncide toujours avec l'angle que fait la rampe cervicale avec la partie horizontale du dos.

Il existe une *subdivision apparente des myotomes moyens de la région métotique, qui augmente, sur place, le nombre des segments occipitaux.*

Le pronéphros est visible par transparence comme une masse sombre au niveau des 3^e, 4^e et 5^e myotomes du tronc ; il constitue un *point de repère fixe aussi important que l'oreille* précieux pour localiser les changements de la région occipitale.

L'ouverture blastoporique de la cavité endodermique est fermée. La papille cloacale naît du bourgeon terminal, sous l'aspect d'une légère saillie ventrale. Les 2^e et 3^e poches branchiales se forment dans la région sus-péricardique postérieure et par les progrès de la croissance, avec l'augmentation de volume du péricarde, s'avancent au-dessus de celui-ci en éclaircissant leurs parois.

La face dorsale présente les *trois vésicules cérébrales distinctes*. Il existe 4 neuromères rhombencéphaliques ; ce sont d'avant en arrière : le *trigéminal*, l'*intermédiaire sans racine nerveuse dorsale*, celui du *facial* et celui du *glossopharyngien*. Par l'inspection externe, on ne peut rattacher le placode acoustique, qui a émigré entre les renflements des VII^e et IX^e paires, à aucun de ces deux derniers neuromères ; son bord dorsal est devenu *concave en dehors*.

Stade I (Caractère principal : trois poches branchiales.) La tête s'allonge, par sa croissance propre, et par l'effet de la dilatation rapide du péricarde, dont la paroi postérieure refoule en arrière le bord antérieur du pédicule ; il en résulte que la limite entre la tête et le tronc, c'est-à-dire entre le 7^e et le 8^e segment post-auriculaire, située à 2 myotomes derrière le cœur à l'orée du stade, se trouve au-dessus du bord pédiculaire vers sa terminaison et devant lui au seuil du stade K ; l'angle, situé à l'union de la rampe cervicale et de la partie horizontale du dos, coïncide toujours

extérieurement à cette limite. L'ensellure dorsale arrive à son maximum, puis tend à décroître.

La papille cloacale, née du bouton terminal, s'avance par suite de l'adjonction postérieure de nouveaux segments ; derrière elle, la queue, qui n'existait pas au stade H, s'allonge et se recourbe en bas, formant une crosse, dont l'extrémité traîne sur le vitellus à la fin du stade.

Le pronéphros est maintenant visible à l'extérieur en lumière réfléchie, à la même place qu'au stade précédent ; il a l'aspect d'une petite baguette saillante, prolongée plus ou moins loin en arrière par le canal pronéphrétique.

On assiste à l'accroissement latéral des cavités coelomiques sus-pédiculaires, appelées coelomes extra-embryonnaires, qui maintiennent latéralement la région moyenne de l'embryon et lui forment un coussinet de plus en plus élevé.

Pour suivre les progrès de la croissance pendant le cours du stade, le rapport L. t. : L. p. p. est établi ; il divise la longueur totale par la longueur du segment postpédiculaire et se base sur l'allongement rapide de ce dernier, causé autant par la naissance de la queue que par le raccourcissement du pédicule ; sa valeur décroît avec l'âge ; de 4, au stade H, elle descend à 2,5 au seuil du stade K.

Le cœur ne commence à battre que dans la seconde moitié du stade I ; il présente déjà à ce moment une oreillette et un ventricule séparés par un orifice auriculo-ventriculaire étroit, mais le sinus est à peine distinct de l'oreillette et les limites du bulbe se reconnaissent difficilement.

La face dorsale de la tête montre, à travers le toit épéndymaire et cutané, la fosse du rhombencéphale, dont les angles antéro-latéraux sont nettement accusés ; en avant d'eux, le neuromère dit *cérébelleux* ou *trochléaire* présente une division ; de plus un neuromère nouveau, que l'on peut appeler *acoustique*, vient s'interposer entre les neuromères du facial et du glosso-pharyngien. Les parois latérales du 4^e ventricule forment, en guise de neuromères, des *renflements circonscrits et non des cavités ampullaires*. Les placodes acoustiques se creusent ; ils prennent l'aspect d'une cuvette, puis d'une cupule.

II. PHYSIOLOGIE.

Nous envisagerons successivement les caractères du mouvement, l'irritabilité et la signification générale de la contraction.

A. **Mouvement.** Le mouvement de l'appareil locomoteur de *Scylliorhi-*

nus canicula, examiné entre 8° et 20°, dans un milieu constant et bien aéré, présente depuis son début, effectué à la fin du stade G, jusqu'au seuil du stade K, deux caractères principaux : 1° *un rythme régulier, dû au retour périodique de la « contraction initiale »* ; 2° *une allure invariable du déplacement*, pour chaque phase de la croissance. Le *rythme est la propriété fondamentale d'une fonction musculaire aneurale*, parce que seul, il exprime la qualité qui rend l'organe capable d'initiative propre ; il est indépendant de la puissance du mouvement. Le second caractère, l'aspect invariable des manifestations à une époque donnée, dépend en premier lieu de la propagation de la contraction initiale à tous les myotomes actifs, et cette propagation résulte d'une qualité spéciale du tissu musculaire, la conductivité. L'ampleur du mouvement dépend, en outre, de la quantité de substance musculaire mise en jeu. De plus, elle croît ou diminue avec la température, dans les limites où celle-ci est compatible avec la régularité du rythme, c'est-à-dire entre 8° et 20° C. ; mais, pour des variations légères de la chaleur, les différences dans l'étendue des déplacements sont moins apparentes que les changements concomitants dans la vitesse du rythme. La précipitation désordonnée des mouvements qui survient au delà de 20°, ou à la suite de stimulations mécaniques, s'accompagne toujours d'une diminution d'amplitude.

Dans les processus qui généralisent la contraction à toute la substance musculaire active, il y a lieu de distinguer, dans l'ordre de leur succession : 1° *la conduction de l'excitation* donnée par la contraction initiale ; 2° *l'onde de propagation*, qui signale le début de la contraction propagée ; 3° *l'onde de flexion maximale*, dont le fond marque le myotome arrivé au maximum de sa contraction. Ces 3 processus se transmettent successivement le long de la bande musculaire, en avant et en arrière du point de départ du mouvement.

Les déplacements de l'embryon sont le fait de *deux contractions rythmées*, indépendantes l'une de l'autre, appartenant chacune à une des deux chaînes myotomiques latérales. Leur autonomie s'affirme :

1° par le mode unilatéral de leur apparition ;

2° par l'indépendance de leur rythme ; l'inégale durée des deux rythmes entraîne une suite de combinaisons bilatérales (*loi des combinaisons motrices*) renouvelées de façon cyclique tant que la différence entre les temps des deux révolutions reste la même. En suivant le cycle, si nous partons d'un balancement égal, c'est-à-dire d'une combinaison où les contractions opposées s'effectuent à intervalles égaux, nous voyons se pro-

duire une *boiterie*, puis une *conjonction*, pendant laquelle les contractions s'opposent ; au sortir de cette opposition, nous observons une nouvelle *boiterie*, inverse de la première quant à son premier terme, par exemple droite-gauche au lieu de gauche-droite et qui se régularise peu à peu en se rapprochant du balancement égal. Un cycle entier se compose donc de quatre *attitudes principales*, qui se succèdent et se transforment graduellement l'une dans l'autre. Le nombre des déplacements comptés pour chacune d'elles est en rapport avec la grandeur de la différence qui existe entre les temps des deux rythmes ; il est d'autant plus considérable que cette différence est moindre ;

3° par le mode spécial des réactions aux variations communes de milieu.

L'onde propagée s'étend à chaque contraction jusqu'au bout du territoire actif et le délimite. Il est intéressant de constater que cette extension progressive de la contractilité s'observe sur le cœur de *Scylliorhinus* comme sur les chaînes myotomiques. La contraction cardiaque à son début (milieu du stade I) n'existe que sur le sinus et l'oreillette ; elle envahit ensuite le ventricule, mais, à la fin du stade I, la région bulbaire antérieure se montre encore inerte.

Les conditions mécaniques du mouvement changent au cours des stades ; elles varient suivant l'étendue du territoire contractile, la puissance des myotomes, le lieu de la contraction initiale et les résistances à vaincre. C'est seulement en déterminant, à chaque étape, les conditions particulières des déplacements que l'on peut dégager les phénomènes généraux de l'activité musculaire.

L'intensité d'une contraction ne peut s'apprécier que dans un mouvement libre, c'est-à-dire exécuté en dehors de la contraction opposée et de tout obstacle extérieur.

La flexion latérale s'accompagne toujours d'un degré plus ou moins grand de *torsion longitudinale*, qui incline le dos de la tête, puis le dos du segment postérieur (fin stade I), vers le centre de la courbe.

Le fond de celle-ci, placé au-dessus du pédicule, dépasse toujours la ligne médiane, du côté opposé à celui de la contraction ; son point culminant désigne le « *myotome initiateur* ».

Le myotome « initiateur » n'est pas toujours le même ; ainsi, au début du mouvement, la contraction commence à l'avant de la région occipitale, tandis qu'à la fin du stade I, le point de départ du mouvement est au 10^e myotome. *Le lieu de la contraction initiale recule donc*

avec l'âge, et l'onde propagée se fait, à partir de lui, en deux sens différents, en avant et en arrière.

La courbe maximale de flexion est exécutée à la fois par la contraction maxima du myotome « initiateur » et par la contraction partielle des myotomes voisins que touche successivement l'onde propagée ; au début de la détente, le fond de la courbe s'étale et s'élargit. La propagation, en avant et en arrière, du maximum de flexion, est visible pendant les étapes de la contraction rythmée aneurale, malgré la retenue des mouvements par le pédicule.

La conjonction des battements opposés donne lieu à un arrêt fictif du mouvement pendant le stade G, mais dès le stade H, elle s'accompagne au moment où les flexions latérales se neutralisent, d'une élévation de la tête, appelée *cabrement*. La combinaison éventuelle des flexions latérales et du *cabrement*, dans les conjonctions partielles, détermine un mouvement léger de *circumduction*.

B. Irritabilité. En dehors de l'exploration du muscle, faite à l'aide des agents mécaniques au stade I, je n'ai recherché l'action d'aucun facteur spécial ; cependant les embryons ont subi les fluctuations quotidiennes de la température et quelques autres variations occasionnelles du milieu.

1° *Température.* Les températures extrêmes entre lesquelles le mouvement garde ses caractères normaux, quand le milieu est constant, sont 8° et 20° ; dans ces limites, plus la température est élevée, plus le temps des révolutions est court ; par contre, la croissance n'a pas d'influence sur la vitesse du rythme ; la température agit sur l'activité générale du muscle, tandis que la croissance augmente seulement la quantité de sa substance.

Les changements rapides de température affolent le mouvement, provoquent des inversions de rythme et des répétitions inattendues. Entre 20 et 23°, les battements deviennent irréguliers et se précipitent ; au-dessus de cette température, le mouvement cesse ; ils reprennent dans un milieu plus frais, si la chaleur n'a pas été trop élevée et n'a pas duré trop longtemps. Au-dessous de 8°, les battements se renouvellent à intervalles très espacés et inégaux.

L'élévation de la température diminue le temps de la détente plus vite qu'elle n'accélère le temps de la contraction ; inversement, son abaissement accroît la durée de la détente plus vite qu'il ne ralentit le mouvement de flexion.

La suractivité du muscle aux températures élevées, compatibles avec la régularité du rythme (18°), augmente l'amplitude des déplacements ; celle-ci diminue au contraire quand la température baisse. A 20° et au-dessus, les mouvements sont à la fois plus précipités et moins étendus. Dans certaines conditions de milieu constant (température élevée atteignant près de 20°, embryon fort irritable, durée presque égale des révolutions opposées), des inversions passagères de rythme se manifestent, au moment de la conjonction, qui ramènent brusquement l'association bilatérale des mouvements à la boiserie précédente ; puis celle-ci s'achemine peu à peu, de nouveau, vers la conjonction. Ces troubles légers existent probablement sur tout le parcours du cycle des combinaisons et sont mis en relief, au moment de l'opposition des mouvements, par le point de repère précis du passage en conjonction. Ils ne tiennent ni à une influence réciproque des mouvements opposés, ni à une menace d'asphyxie causée par une immobilisation prolongée.

Les embryons, qui ont subi précédemment une chaleur supérieure à 20° C, ne sont plus réglés, pour une température donnée, à la même vitesse de rythme que les embryons normaux ; ceux qui ont été soumis longtemps à une température élevée, compatible avec le rythme (19°), présentent ensuite pour quelques heures, une diminution d'activité que l'on peut mettre sur le compte de la fatigue. Le rythme des embryons élevés dans des conditions voisines du milieu naturel est au contraire *toujours fonction* des circonstances ambiantes et, en cas de changement de température, la réversibilité des réactions peut être constatée. Dans les conditions instables de température, où les embryons sténothermes de *Scylliorhinus canicula* sont élevés au Laboratoire, il importe donc pour apprécier exactement leurs réactions, de connaître leurs *antécédents*.

2° *Agents chimiques*. Le défaut d'oxygène ralentit et déprime le mouvement, qui reprend sa vigueur et sa vitesse en milieu aéré.

La dilution de l'eau de mer avec moitié d'eau douce détermine une trémulation continue.

Les échanges entre le milieu intérieur de l'embryon et l'eau de mer ambiante, qui se produisent à la suite de blessures, déterminent, au bout d'un temps d'autant plus court que la blessure est plus large, un *arrêt prolongé des mouvements*, qui peut en imposer pour la mort ; mais au bout d'un intervalle de temps variable, qui peut être de plusieurs heures à la suite d'ablations étendues, le mouvement reprend.

3° *Exploration par les agents mécaniques*. Les myotomes fonctionnels

sont les seules parties du corps qui se montrent irritables. Leur stimulation doit être directe pour être efficace ; aucune réponse motrice n'est obtenue par une action à distance. Les excitations du revêtement cutané n'ont aucun effet si elles n'intéressent en même temps les myotomes sous-jacents. Les raclages superficiels, à l'aiguille, dans la région musculaire fonctionnelle, le frottement général du corps déterminent seulement, de même qu'un déplacement forcé dans la coque, une vivacité générale plus grande du mouvement et quelques troubles rythmiques.

Les obstacles situés sur le trajet des extrémités limitent, d'une façon mécanique, leur déplacement, mais n'ont aucun retentissement sur le rythme des contractions.

La piqûre légère d'une bande musculaire latérale provoque une accélération des contractions rythmées, *limitée à la seule chaîne myotomique excitée*.

Une piqûre profonde cause une *contracture localisée* au point déchiré et une accélération du rythme dans le reste de la bande musculaire. Cependant, si la piqûre profonde est faite à l'endroit de la contraction initiale, la contracture de cette région empêche, jusqu'au moment de sa détente, le renouvellement périodique de la contraction rythmée.

Chacune des chaînes myotomiques latérales *conduit* rapidement une excitation le long de son territoire fonctionnel, depuis sa partie active la plus reculée vers sa partie antérieure, siège du myotome « initiateur », sans le concours d'une onde propagée. *La conduction de l'excitation n'est pas le fait d'une onde de contraction.*

La contracture ne se propage pas ; l'excitation qui l'a provoquée se propage seule.

L'effet d'une excitation mécanique est toujours accélérateur, jamais inhibiteur ; on ne peut considérer en effet comme un acte inhibitoire la cessation du renouvellement rythmé consécutive à une contracture de la zone initiatrice de la contraction.

Le choc de la tête et son ébranlement, par la détente d'une aiguille courbée, ne changent pas la durée des révolutions. Le plissement forcé, la contusion, l'arrachement des muscles, au niveau des bords antérieur et postérieur du pédicule, déterminent une excitation violente non localisée ; ils ont les mêmes suites qu'une piqûre profonde des deux chaînes myotomiques faites aux mêmes endroits, c'est-à-dire une contracture sur place, accompagnée d'une précipitation des deux rythmes.

c. **A un point de vue général**, la contraction aneurale rythmée des myo-

tomes est une manifestation passagère, réalisée à une époque définie du développement. Elle traduit une phase primitive de la différenciation musculaire, acquise sous l'influence des conditions de milieu, et sans rapport avec la phylogénie. Elle démontre qu'au cours de l'ontogénèse, des propriétés successives peuvent se développer dans les tissus, parallèlement aux transformations de la structure et sans modification générale de la forme. Son indépendance vis-à-vis de toute action particulière des autres organes n'exclut pourtant pas une étroite corrélation fonctionnelle des myotomes avec l'ensemble de l'organisme par l'intermédiaire du milieu intérieur.

Les contractions aneuralles de chaque bande myotomique, ayant un rythme indépendant, ne peuvent être regardées comme une première étape de la fonction locomotrice; elles déterminent en effet une succession ininterrompue d'attitudes variées, qui, en milieu constant, se reproduisent de manière cyclique et qui se renouvellent de façon désordonnée sous l'influence des changements de la température. Il est impossible, en particulier, de considérer comme un premier stade d'évolution du mouvement vers la progression, la phase de « conjonction », où les deux contractions latérales, coïncidentes, se neutralisent. Le développement de la fonction locomotrice ne commence qu'avec l'établissement de la coordination bilatérale, au temps de la liaison neuro-musculaire.

Le mouvement aneural des myotomes, effectué par les mêmes muscles qui, sous l'influence nerveuse, détermineront plus tard la progression, présente une signification bien spéciale : à une époque où la circulation n'est pas encore établie, il supplée à l'action du cœur; il aide à la répartition des matériaux de nutrition, facilite l'élimination des déchets et favorise la respiration.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE DES AUTEURS CITÉS

1874. BALFOUR (Fr.-M.). A preliminary account of the development of the Elasmobranch Fishes. (*Quart. Journal of Micr. Sc.* 1874. Reprinted in the *Memorial Edition of the Works of Francis Mailland Balfour*, Vol. I, p. 60-112, 3 et 4 pl., London, 1885.)
- 1876-78. BALFOUR (Fr.-M.). A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. (*Journal of Anat. and Phys.* Reprinted in the *M. E.*, Vol. I., p. 203-520, pl., 6-21 London, 1885.)
1907. BAGLIONI (S.). Beiträge zur allgemeinen Physiologie des Herzens I Der Einfluss

- der chemischen Lebensbedingungen auf die Tätigkeit des Selachierherzens. (*Zeitschr. für allg. Physiol.*, VI, p. 71-98, 2 pl., 1 fig.)
1889. BEARD (J.). The early development of *Lepidosteus osseus*. (*P. R. Soc. London*, Vol. XLVI, p. 108-118.)
1892. BEARD (J.). The transient ganglion cells and their nerves in *Raja Batis*. (*Anat. Anz.*, Bd VII, n° 7, p. 191-206, 8 figures.)
- 1896 a. BEARD (J.). The History of a Transient Nervous Apparatus in certain Ichthyop-sida. Part. I. *Raja batis*. (*Zoologische Jahrbucher, Abt. Anat.* Bd. IX, p. 319-427, pl. 21-29.)
- 1896 b. BEARD (J.). On the Disappearance of the Transient Nervous Apparatus in the series: *Scyllium*, *Acanthias*, *Mustelus* and *Torpedo*. (*Anat. Anz.*, Bd. XII, p. 371-374.)
1899. BRAUS (H.). Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und der peripheren Nervensystems der Selachier. I. Teil. Die metotischen Urwirbel und spino-occipitalen Nerven. (*Morphol. Jahrb.*, Bd. XXVII, Taf. xix-xxi und 6 fig. im Text, p. 415-497.) II. Teil Die paarigen Gliedmassen (Id., Taf. xxii-xxv, u. 6 fig. im Text, p. 501-630.)
1911. BRAUS (H.). Die Nervengeflechte der Haie und Rochen. (*Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* Bd. XLVII, p. 569-632, Taf. 23 u. 24 und 7 fig. im Text.)
1914. BURLEND (T.-H.). The pronephros of *Scyllium canicula*. (*Zool. Jahrb. Iena. Abt. f. Anat.*, 37, (223-266), 8 Taf.)
- 1905-1906. CARLSON. On the mechanism of coordination and conduction in the heart with special reference to the heart of *Limulus* (*Am. J. of Physiology*.)
- 1908 a. CARLSON and MEEK. On the mechanism of the embryonic heart rythm in *Limulus*. (*Amer. Journ. Physiol.*, XXI, 1-10.)
- 1908 b. CARLSON (A.-J.). The Conductibility produced in the Non-Conducting Myocardium of *Limulus* by Sodium Chloride in isotonic Solution. (*Amer. Journ. Physiol.*, XXI, 11-19.)
- 1908 c. CARLSON (A.-J.). A note on the refractory State of the Non-automatic Heart Muscle of *Limulus*. (*Amer. Journ. Phys.*, XXI, 19-23.)
1910. COGHILL (G.-E.). The reaction to tactile stimuli and the development of the swimming movement in embryos of *Diemyctylus torosus*, Eschscholtz. (*Journ. Comp. Neur. Philadelphia*, Vol. XIX, p. 83-105, 6 fig.)
1914. COGHILL (G.-E.). Correlated anatomical and physiological studies of the growth of the nervous system of Amphibia. I. The afferent system of the trunk of Amblystoma. (*Journ. Comp. Neur.*, Vol. XXIV, p. 161-233.)
1899. CYON (E. DE.). Article Cœur du *Dictionnaire de Physiologie* de Ch. Richet.
1895. DAVENPORT (C.-B.). Studies in Morphogenesis. IV. A preliminary Catalogue of the Processus concerned in Ontogeny. (*Bull. Museum Harward*. XXVII, p. 173-199, 31 fig.)
1895. DELAGE (Y.). La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale. (*Paris, C. Reinwald et Cie.*)
1875. DOHRN (A.). Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Genealogische Skizzen. Leipzig. Engelmann.

1901. DOHRN (A.). Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers 18-21. Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachierembryonen. (*Mitt. z. Station Neapel*, Bd. XV.)
1907. DOHRN (A.). Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 25. Der Trochlearis. (*Mitt. z. Station Neapel*, Bd. XVIII. Taf. 10-22, p. 143-437.)
1885. FANO. Sullo sviluppo della funzione cardiaca nell'embrione. (*Lo Sperimentale*).
1889. FANO et BADANO. Sulla fisiologia del cuore embrionale del pollo nei primi stadi dello sviluppo. (*Arch. p. l. scienze mediche*, XIV.)
1899. FANO et BOTTAZZI. Article Cœur in *Dictionnaire de physiologie* de Ch. Richet.
1907. FREDERICQ. La théorie neurogène et la théorie myogène de la pulsation cardiaque. (*Revue Scientifique* [5^e série], VIII, N° 1, p. 1-13.)
1908. FUHNER (H.). Ueber eine Speisungsflüssigkeit für Selachierherzen. (*Zeitschr. f. allgem. Physiol.*, Bd VIII.)
1897. FURBRINGER (M.). Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. (*Festschrift für CARL GEGENBAUR*. Bd III, p. 350-788, 8 Tafeln., Leipzig.)
1909. GAST-REINHARD. Die Entwicklung des Oculomotorius und seiner Ganglien bei Selachier-Embryonen. (*Mitteil. d. zool. Station, Neapel*, XIX, Taf. 12-16, p. 269-445.)
1897. GEHUCHTEN (VAN). Contribution à l'étude des cellules dorsales (Hinterzellen) de la moëlle épinière des Vertébrés inférieurs. (*Bull. de l'Acad. Roy. Sc. Belgique*, T. XXIV, p. 24-38.)
1914. GOETTE (A.). Die Entwicklung der Kopfnerven bei Fischen und Amphibien. (*Archiv. f. mikrosk. Anatomie*, Bd. LXXXV, p. 1-165, Tafel I-X und 6 Textfig.)
1918. GOODRICH (E.-S.). On the development of the segments of the head in *Scyllium*. (*Quarterly. J. Micr. Sc., Lond.*, 1917-18, LXIII, 1-30, 4 pl.)
1913. GRAPER (L.). Die Rhombomeren und ihre Nervenbeziehungen. (*Arch. Mikrosk. Anat.*, Bd. LXXXIII, Heft. IV, 18 Text-fig., p. 371-427.)
1898. HARRISON (R.-G.). The Growth and Regeneration of the Tail of the Frog Larva, studied with the Aid of Born's Method of Grafting. (*Arch. Entwicklungsmech.* 7. Bd., p. 430-485, 21 fig., Taf. 10-11.)
1904. HARRISSON (R.-G.). An experimental study of the relation of the nervous system to the developing musculature in the embryo of the frog. (*American Journal of Anatomy*, Vol. III.)
1915. HERRICK (C.-J.) and COGHILL (G.-E.). The Development of reflex Mechanismus in *Amblystoma*. (*Journ. Comp. Neurology*, Vol. XXV, p. 65-85.)
1891. HIS (W.). Jun. Die Entwicklung des Herznervensystems bei Wirbelthieren (*Abh. Math. Physik. Classe Sächs. Ges. Wiss.*, 18 Bd., p. 1-64, 14 fig., T. 1-4.)
1911. HOOKER (DAV.). The development and function of voluntary and cardiac muscle in embryos without nerves. (*Journ. Exper. Zoology*, XI, 159-187, 15 fig.)
1908. HUBBARD (M.). Some Experiments of the Order of Succession of the Somites in the Chick. (*Amer. Natural.*, Vol. XLII, p. 466-471, 2 fig.)
1909. JENKINSON (J.-W.). Experimental Embryology. (*Oxford*, 341 p., 107 fig.)

1888. KASTSCHENKO. Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. (*Anat. Anz.*, N° 16, S. 445-467.)
1909. KEITH LUCAS. The all or none contraction of skeletal muscle fibre. (*Journ. of Physiology*, Vol. XXXVIII.)
- 1895 a. KOPSCH. Ueber die Zellenbewegungen während des Gastrulationsprocesses, an den Eiern vom Axolotl und vom braunen Grasfrosch. (*S.B.- Ges. Naturf. Berlin*, p. 21-30.)
- 1895 b. KOPSCH. Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl und Froschei. (*Verh. Anat. Ges.*, 9^e vers., p. 181-189, 4 fig.)
1897. KOPSCH. Ueber die Ei-Ablage von *Scyllium canicula* in dem Aquarium der zoologischen Station zu Rovigno. (*Biol. Centralbl.*, 17.Bd. XVII., p. 885-893., 3 fig.)
1898. KOPSCH (F.). Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an *Scyllium*-Embryonen. (*Mit. 10 Abbildgn. Verh. Anat. Ges.* 12 Vers. Kiel, p. 49-67. 10 fig.)
1905. KUPFFER (K. VON). Die Morphogenie des Centralnervensystems (*Handb. d. vergl. u. exp. Entw. d. Wirb.*, Bd. II, Teil 3, p. 1-273).
1889. LACAZE-DUTHIERS (H. DE). La méthode en zoologie. (*Bull. Assoc. Française p. Avanc. Sc., Congrès de Paris.*)
1897. LACAZE-DUTHIERS (H. DE). Faune du Golfe du Lion (deuxième mémoire). (*Archives de Zoologie expérimentale et générale* [3^e série], t. V, p. 1-250, pl. I-XII.)
1908. LILLIE (R.-S.). The relation of ions to contractile processes. II. The role of calcium salts in the mechanical inhibition of the Ctenophore swimming-plate. (*Amer. Journ. Physiol.* XXI, p. 200-221.)
1894. LOCY (W.-A.). Metameric segmentation in the medullary folds and embryonic rim. *Anat. Anz.*
1895. LOCY (W.-A.). Contribution to the structure and development of the vertebrate head. (*Journ. Morph. Boston*, Vol. XI.)
1899. LOEB (J.). Comparative Physiology of the Brain and Comparative Psychology. G. P. Putnam's Sons New-York et Londres. (Réimprimé et traduit en français, par H. Mouton, in *La Conception mécanique de la Vie*, 1914, F. Alcan).
1908. LOEB (J.). La dynamique des phénomènes de la vie. (Trad. franc. Daudin et Schaeffer).
1913. LOEB (J.) et EWALD. (*Biochemisches Zeitschrift*).
1903. MARCEAU (Fr.). Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiaques dans la série des Vertébrés. (*Thèse Paris. Annales Sc. Natur.* [8^e série], t. XIX, 1904.)
1902. MAURER (F.). Die Entwicklung des Darmsystems. (*Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere* Bd. II, T. I.)
1900. MORAT et DOYON. Traité de physiologie.
1845. MULLER (J.). Manuel de physiologie, traduit de l'allemand sur la 4^e édit. (1844) par A.-J.-L. Jourdan.
1898. NEAL (H.-V.). The segmentation of the nervous system in *Squalus Acanthias*, (*Bull. Mus. comp. Zool. Harvard.*)

1918. NEAL. Neuromeres and metameres. (*J. Morph.*, Phila, xxxi, 293-315.)
1906. NEUMAYER (L.). Histo und Morphogenese des peripheren Nervensystems, der Spinalganglien und des Nervus sympathicus. (*Handb. der. vergl. u. exper. Entwick. der Wirbeltiere*, Bd. II, T. III, ch. X.)
1910. PARKER (G.-H.). The reactions of Sponges, with a consideration of the origins of the nervous system. (*Journ. of experimental Zool.*, VIII, 1-42.)
1918. PARKER (G.-H.). The elementary Nervous System. Philadelphia and London Pp 229, Figs. 53.
1907. PATON- (S.) The reactions of the vertebrate embryo to stimulation and the associated changes in the nervous system. (*Mittheil. aus der Zoolog. station zu Neapel*, Bd XVIII.)
1907. PATTERSON (J.-T.). The order of Appearance of the Anterior Somites in the Chick. (*Biol. Bull.*, Vol. XIII, p. 121-133, 12 fig.)
1906. PIGHINI (G.). Sur les premières manifestations de la fonction nerveuse dans la vie embryonnaire des Vertébrés. (*Névraze*, Louvain, Vol. VIII, p. 175-180.)
1891. PLAT. (J.-B.). A contribution to the morphology of the vertebrate head, based on a study of *Acanthias vulgaris*. (*Journ. Morph.*, Boston, Vol. V.)
1900. POMPILIAN (M.). Etudes de physiologie comparée sur l'automatisme en général et l'innervation centrale des invertébrés. (*Congrès intern. de médecine. Physiologie*, Paris, 1900. *Travaux Lab. Ch. Richet*, 1902, XX, p. 345-373.)
1887. ORR. (H.) Embryologie of the Lizard. (*Journ. Morph. Boston.*)
1883. PREYER (W.). Specielle Physiologie des Embryo. (Leipzig, 1883. Traduit par Wiet, 1887, 9 pl.)
1896. RABL (C.). Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. (*Morphol. Jahrb.*, Vol. XXIV.)
- 1880 RANVIER (L.). Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire.
1890. RICHTER (Ch.). Le rythme de la respiration. (*Revue scientifique*, T. XLVI, p. 321 et 392, et *Travaux Labor. Ch. Richet* 1893, XXI, p. 55-97.)
1895. RICHTER (Ch.). Automatisme. (*Dictionnaire de Physiologie* par Ch. Richet, T. I, p. 940-952.)
1895. ROUX (W.). Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, 2 vol. in-8°, (Leipzig, W. Engelmann.)
- 1895 b. ROUX. (W.) Ueber den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches, *Rana fusca*. (*Arch. Entw. Mech.*, I, p.41-68, 161-202, 3 pl.)
1905. c. ROUX (W.). Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. H. I. Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der Biologischen Wissenschaft. (Leipzig, Engelmann, 283 fig., 2 pl.)
1906. RUCKERT. Die Entstehung des Blutes und der ausserembryonalem Gefässe in den meroblastischen Eiern I. Selachier. (*Handbuch der Vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, Bd. I., T. I.)
1909. SCHOCKAERT (A.) Nouvelles recherches comparatives sur la texture et le développement du myocarde chez les Vertébrés. (*Arch. de Biologie*, T. XXIV, p. 277-373., Pl. VIII-X.)
1889. SCHWÄRZ (D.). Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLVIII.)

- 1898 a. SEWERTZOFF. Die Metamerie des Kopfes von *Torpedo*. (*Anat. Anz.*, XIV.)
- 1898 b. SEWERTZOFF. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des Electrischen Rochen. (*Bull. des Natur. de Moscou*.)
1913. VERWORN (M.). Irritability, a physiological analysis of the general effect of stimuli in living substance. (New-Haven, London, 264 p.)
- 1904 WINTREBERT (P.). Sur l'existence d'une irritabilité excito-motrice primitive indépendante des voies nerveuses chez les embryons ciliés de Batraciens. (*Comptes rendus Soc. Biologie*, T. LVII, p. 645.)
1905. WINTREBERT (P.). Nouvelles recherches sur la « Sensibilité primitive » des Batraciens. (*Comptes rendus Soc. Biologie*, T. LX, p. 58-60.)
1911. WINTREBERT (P.). Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens, XX. La régression de la queue en dehors du système nerveux latéral, chez *Alytes obstetricans*. (*Comptes rendus Soc. Biologie*, T. LXXI, p. 3.)
- 1912 a. WINTREBERT (P.). Le mécanisme de l'éclosion chez la Truite arc-en-ciel. (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*, T. LXXII, p. 724.)
- 1912 b. WINTREBERT (P.). Le déterminisme de l'éclosion chez le Cyprin doré (*Carassius auratus*, L.). (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*, T. LXXIII, p. 70.)
- 1912 c. WINTREBERT (P.). Les enveloppes protectrices de l'œuf et le mécanisme de l'éclosion chez l'Axolotl (*Amblystoma tigrinum*). (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, T. LXXII, p. 799.)
- 1914 a. WINTREBERT (P.). Sur le mode des premiers mouvements et leur valeur pour la sériation des embryons chez les Vertébrés inférieurs. (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*, T. LXXVI, p. 188.)
- 1914 b. WINTREBERT (P.). Sur le déterminisme des premiers mouvements et spécialement leur adaptation au volume et à la forme de l'œuf chez les Vertébrés inférieurs. (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*, T. LXXVI, p. 256.)
- 1914 c. WINTREBERT (P.). Les premiers stades du mouvement chez l'Axolotl (*Amblystoma tigrinum*). (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*, T. LXXVI, p. 303, 14 fig.)
- 1917 a. WINTREBERT (P.). Sur les principes d'une méthode pratique de sériation embryonnaire. (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 2 juin 1917, p. 532-535.)
- 1917 b. WINTREBERT (P.). L'automatisme des premiers mouvements du corps chez les Sélaciens (*Scyllium canicula* Cuv.). (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, T. CLXV, p. 369.)
- 1917 c. WINTREBERT (P.). La gastrula des Sélaciens (*Scyllium canicula* Cuv.). (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, T. CLXV, p. 411.)
- 1918 a. WINTREBERT (P.). Les mouvements et la sensibilité embryonnaires des Sélaciens. (*Scyllium canicula*). (*Bulletin de la Société zoologique de France*, T. XLIII, p. 42-65.)
- 1918 b. WINTREBERT (P.). Le début de l'intervention nerveuse et la position du problème expérimental, dans l'automatisme locomoteur embryonnaire des Sélaciens. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, T. LXXXI, p. 534-537.)

- 1918 c. WINTREBERT (P.). L'apport du système nerveux à l'automatisme de l'appareil locomoteur, chez les embryons de Sélaciens. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, T. LXXXI, p. 585-588.)
- 1918 d. WINTREBERT (P.). La disjonction des fonctions nerveuse et musculaire, à l'époque de l'automatisme latent, chez les embryons de Sélaciens (*Scyllium canicula*). (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, T. CLXVII, p. 86.)
- 1920 a. WINTREBERT (P.). La propagation du mouvement ondulant des muscles du squelette, chez les embryons avancés de Sélaciens (*Scylliorhinus canicula*). (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, T. CLXX, p. 958.)
- 1920 b. WINTREBERT (P.). La conduction médullaire chez les Sélaciens (*Scylliorhinus canicula*) et la fonction présumée des cellules géantes dorsales de Rohon-Beard. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, T. CLXX, p. 1082.)
- 1920 c. WINTREBERT (P.). L'irritabilité des myotomes par les agents mécaniques, au temps de la contraction aneurale rythmée, chez les embryons de Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill.). (*Comptes rendus de la Société de Biologie Paris*, T. LXXXIV.)
- 1920 d. WINTREBERT (P.). Les difficultés techniques et les erreurs d'interprétation dans l'étude de l'irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, T. LXXXIII, p. 1212-1216.)
- 1920 e. WINTREBERT (P.). L'époque d'apparition et le mode d'extension de la sensibilité à la surface du tégument chez les Vertébrés anamniotes. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, T.
- 1920 f. WINTREBERT (P.). Les rapports de l'irritabilité ectodermique aneurale avec les fonctionnements musculaire et nerveux chez les embryons d'Amphibiens. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, T. CLXXI, p. 583.)
- 1920 g. WINTREBERT (P.). La conduction aneurale de l'ectoderme chez les embryons d'Amphibiens. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, T. CLXXI, octobre.)
- 1920 h. WINTREBERT (P.). Les fonctions spéciales des appareils de relation chez les embryons des Vertébrés anamniotes; leurs caractères généraux, leur signification. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, T. CLXXI, novembre.)
1882. VAN WYHE. (J.-W.). Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Apart 1882. (*Auch in Verhandl. d. Kon. Akad. van Wetenschappen. Deel XXII*, 1883. Réédité : Groningen, 1915.)
1889. VAN WYHE (J.-W.). Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystemes bei Selachiern. (*Archiv für mikr. Anatomie*, Bd. XXXIII, p. 461-517, 3 Taf.)
1092. ZIEGLER (H.-E.) et ZIEGLER (F.). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*. (*Archiv für mikr. Anat.*, Bd. XXXIX, p. 56-102, Taf. III u. VI und 10 fig. im text.)
-

EXPLICATION DE LA PLANCHE VII

FIG. 1 à 5. — Embryon F du stade H, représenté dans le texte figure XIX *a* et *b*, photographié par transparence, après fixation au mélange de liqueur de ZENKER et de formol à 20 p. 100 et inclusion dans le Baume du Canada, à un grossissement linéaire de $\times 51,25$ par rapport à l'embryon inclus et de $\times 28,6$ par rapport à l'embryon vivant.

Photographies sans retouche; 1, 2, 3, 4, obtenues sous verre jaune en avançant la mise au point de 1/10 de mill. à chaque épreuve. de la surface (1) vers la profondeur (4) Photographie 5, hors série faite sous verre bleu foncé.



SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — La sensibilité au contact chez les végétaux.

Géologie. — Les Stégocéphales.

Vu et approuvé.

Paris, le 27 Juin 1919.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

PAUL APPELL

Vu et permis d'imprimer :

LE VICE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

L. POINCARÉ



Imp. Catala frères, Paris.

Type d'embryon de *Scylliorbinus canicula* du stade H.

